

SÉRIE A N° 240

N° D'ORDRE

864

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. TISSOT

1^{re} THÈSE. — ÉTUDE DES PHÉNOMÈNES DE SURVIE DANS LES MUSCLES
APRÈS LA MORT GÉNÉRALE.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 7 novembre 1893, devant la Commission d'examen.

MM. BONNIER.	<i>Président.</i>
DASTRE	} <i>Examineurs.</i>
MUNIER-CHALMAS	

G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, boulevard Saint-Germain, en face de l'École de Médecine

1893

SÉRIE A N° 240

N° D'ORDRE

864

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. TISSOT

1^{re} THÈSE. — ÉTUDE DES PHÉNOMÈNES DE SURVIE DANS LES MUSCLES
APRÈS LA MORT GÉNÉRALE.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 7 novembre 1893, devant la Commission d'examen.



MM. BONNIER. *Président.*
DASTRE } *Examineurs.*
MUNIER-CHALMAS }

G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, boulevard Saint-Germain, en face de l'École de Médecine

1895

ACADÉMIE DE PARIS

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

MM.

Doyen.....	DARBOUX. Géométrie supérieure.
	DE LACAZE-DUTHIERS. Zoologie, Anatomie, Physiologie comparées.
	HERMITE..... Algèbre supérieure.
	TROOST..... Chimie.
	FRIEDEL..... Chimie organique.
	TISSERAND..... Astronomie.
	LIPPMANN..... Physique.
	HAUTEFEUILLE..... Minéralogie.
	BOUTY..... Physique.
	APPELL..... Mécanique rationnelle.
	DUCLAUX..... Chimie biologique.
	BOUSSINESQ..... Mécanique et physique expérimentale.
Professeurs.....	PICARD..... Calcul différentiel et calcul intégral.
	POINCARÉ..... Calcul des probabilités, Physique mathématique.
	Y. DELAGE..... Zoologie, Anatomie, Physiologie comparées.
	G. BONNIER..... Botanique.
	DASTRE..... Physiologie.
	DITTE..... Chimie.
	MUNIER-CHALMAS... . Géologie.
	GIARD..... Zoologie. Évolution des êtres organisés.
	WOLF..... Astronomie.
	CHATIN..... Zoologie, Anatomie, Physiologie comparées.
	JOLY..... Chimie.
Professeurs adjoints...	PELLAT..... Physique.
	KOENIGS..... Cinématique.
	PAINLEVÉ..... Calcul différentiel et calcul intégral.
Secrétaire.....	FOUSSEREAU.

A MON MAÎTRE

M. A. CHAUVÉAU

MEMBRE DE L'INSTITUT DE FRANCE

PROFESSEUR DE PATHOLOGIE COMPARÉE AU MUSÉUM

D'HISTOIRE NATURELLE

Témoignage de reconnaissance et de respectueuse affection.

J. TISSOT.

ÉTUDE

DES

PHÉNOMÈNES DE SURVIE DANS LES MUSCLES

APRÈS LA MORT GÉNÉRALE

Par M. TISSOT.

INTRODUCTION

Ce travail a pour but l'étude des différents phénomènes qui ont lieu dans les muscles après la mort générale ou après leur extraction du corps de l'animal. Une première série de recherches a trait aux manifestations de l'activité du muscle après la mort générale et aux relations de cette activité avec la rigidité cadavérique. Ces recherches contiennent quelques faits nouveaux relatifs aux phénomènes électriques de la contraction musculaire.

Dans une deuxième catégorie d'expériences, j'ai étudié quelques-unes des conditions dans lesquelles se produit le phénomène de la rigidité cadavérique, et j'ai cherché à établir des faits qui puissent nous éclairer sur la nature de ce phénomène et sur la valeur des deux hypothèses qui ont été proposées pour l'expliquer. Ce sujet n'avait pas l'attrait de la nouveauté, car le nombre des physiologistes qui se sont occupés de la question depuis Louis, Nysten, etc., est considérable, mais il présente l'attrait de l'inconnu ; ce que nous savons actuellement sur la rigidité cadavérique est en effet fort peu de chose en comparaison de ce qu'il nous reste à connaître. C'est la raison qui m'a engagé à aborder ce sujet.

Dans une dernière série de recherches, j'ai étudié les

échanges gazeux avec l'air des muscles isolés du corps. L'obscurité qui règne encore sur cette question tient particulièrement à l'ignorance presque complète des conditions expérimentales dans lesquelles les observateurs se sont placés jusqu'ici. Une première série de recherches a eu pour but de déterminer ces conditions. J'ai établi ainsi un certain nombre de faits qui ont servi de base à d'autres expériences dans lesquelles j'ai fait varier certaines conditions expérimentales, telles que l'état d'activité du muscle (travail ou repos) la température extérieure, etc. Un des principaux buts de cette catégorie d'expériences a été de déterminer les rapports qui existent entre l'absorption de l'oxygène et les manifestations de l'activité des tissus. Ces recherches m'ont permis en outre d'établir quelle signification il faut attribuer, à ce même point de vue, à l'exhalaison d'acide carbonique par le muscle. On verra, par l'exposé de mes expériences à ce sujet, qu'elles constituent un groupement de faits qui, tous, parlent dans le même sens et apportent leur confirmation aux conclusions que j'en ai tirées.

Ce travail a été fait dans le laboratoire de pathologie comparée du Muséum, sous la direction de M. Chauveau. Je prie mon maître d'agréer l'expression de ma vive reconnaissance pour la sollicitude avec laquelle il a guidé mes recherches et pour la bienveillance qu'il n'a cessé de me témoigner depuis le jour où il a bien voulu m'accueillir dans son laboratoire. Je le prie en outre de croire à ma profonde gratitude pour les moyens matériels divers qu'il m'a procurés et pour tous les soins avec lesquels il a cherché à favoriser mes recherches. C'est grâce à eux que j'ai pu exécuter ce travail dans des conditions exceptionnelles.

Je suis profondément reconnaissant à M. le professeur Milne-Edwards, directeur du Muséum, de la bienveillance qu'il m'a témoignée. Je ne saurais trop le remercier d'avoir contribué pour une large part à me fournir les moyens de faire ce travail, et de lui avoir donné l'hospitalité dans les *Annales des sciences naturelles*.

J'adresse à mon ami M. Ch. Contejean mes plus vifs remerciements pour les conseils qu'il m'a constamment prodigués et pour le concours qu'il m'a prêté dans de très nombreuses circonstances. Je n'oublierai pas la complaisance avec laquelle il a cherché à faciliter mes recherches.

Je dois aussi des remerciements à M. Henri de Varigny et à M. Phisalix pour l'amabilité avec laquelle ils m'ont aidé dans mes expériences.

Je tiens à exprimer ma vive gratitude à mon ancien maître, M. le professeur Charbonnelle Salle, sous la direction duquel mes premières recherches ont été commencées. Je n'oublierai pas avec quelle bienveillance il a dirigé mes premières études et a mis à ma disposition toutes les ressources de son laboratoire. C'est grâce à ses excellentes leçons et à ses excellents conseils que j'ai pu commencer ce travail et le continuer avec fruit.

J'éprouve un grand plaisir à témoigner à l'un de mes anciens maîtres, M. le professeur Surleau, ma vive reconnaissance pour les soins qu'il a pris de mes premières études. Il m'a traité avec une bienveillance qui m'a vivement touché. Je le prie d'agréer l'hommage de mon affectueux dévouement.

CHAPITRE PREMIER

PERSISTANCE DE L'EXCITABILITÉ ET DES PHÉNOMÈNES ÉLECTRIQUES DE LA CONTRACTION MUSCULAIRE APRÈS LA MORT GÉNÉRALE.

I. — *Persistance des phénomènes électriques de la contraction musculaire.* — Il est admis par tous les physiologistes que la contractilité et l'excitabilité du muscle ont disparu lorsqu'il a perdu la propriété de se contracter sous l'influence des excitations électriques et mécaniques. Il est admis aussi qu'un nerf est mort lorsque son excitation ne détermine

plus de contraction dans le muscle. Les expériences qui suivent ont pour but de démontrer que, lorsque le myographe ne donne plus d'indications, si sensible qu'il soit, il se produit encore dans les muscles des phénomènes intimes accompagnés de modifications dans leur état électrique. M. d'Arsonval le premier a attiré l'attention sur ce sujet, et démontré, à l'aide de son myophone (1), que le bruit rotatoire des muscles persiste longtemps, jusqu'à dix heures après la disparition des contractions décelables par le myographe.

Les expériences que j'ai faites m'ont montré :

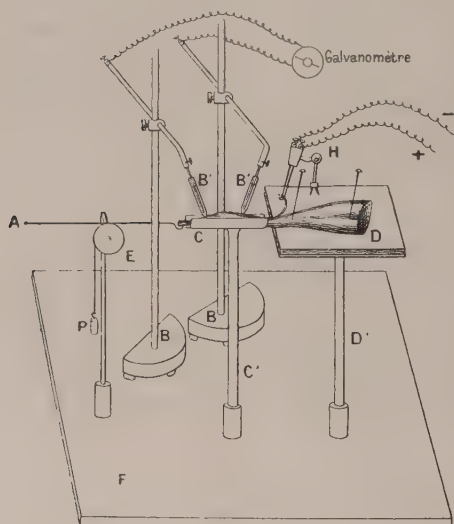


Fig. 1.

1° Que les phénomènes électriques de la contraction musculaire peuvent persister longtemps après la disparition des secousses décelables au myographe.

2° Que le nerf peut encore provoquer l'apparition du courant d'activité dans le muscle assez longtemps après, qu'il a perdu la propriété de le faire contracter.

3° Qu'une excitation insuffisante pour déterminer une contraction

musculaire détermine cependant l'apparition du courant d'activité.

Ces expériences m'ont en outre fourni l'occasion d'étudier quelques autres points de la physiologie des muscles.

Mes observations ont été faites sur le gastrocnémien de la grenouille, et à l'aide du dispositif suivant :

On sectionne la patte d'une grenouille et on la fixe sur

(1) A. d'Arsonval, *Sur la durée de l'excitabilité des nerfs et des muscles après la mort.* (C. R., juin 1893.)

une plaque de liège D soutenue par un pied isolant D' (fig. 1). Le gastrocnémien est découvert, son tendon est détaché, puis on le dispose sur une gouttière c soutenue par un pied isolant c'. Au tendon est relié un fil passant sur la poulie E; ce fil est lui-même en relation avec un myographe placé en A et avec un poids P. Deux électrodes impolarisables de d'Arsonval sont appliquées, l'une sur le corps charnu du muscle, l'autre sur le tendon (B' B'). Le sciatique préparé est disposé sur les crochets d'un exciteur H fixé sur la plaque de liège D. Les électrodes B. B' sont reliées à un galvanomètre.

L'excitation du nerf est faite par une série de courants induits très rapprochés; cette excitation détermine dans le muscle frais un très court tétanos. Les courants induits sont donnés par un appareil à chariot actionné par un ou deux éléments Daniell.

Mes observations portent sur le courant d'action phasique du muscle (1) provenant d'une excitation indirecte, excitation du nerf. Ce courant étant observé au galvanomètre et les courants induits étant très rapprochés, je n'ai observé que la phase atterminale du courant, c'est-à-dire un courant dirigé dans le muscle de la partie charnue au tendon. L'amplitude du premier arc d'impulsion du galvanomètre est prise comme mesure de ce courant.

EXPÉRIENCE I. — Le gastrocnémien d'une grenouille et le sciatique sont préparés comme il vient d'être dit plus haut. Le muscle est tendu par un poids de 5 grammes. Le nerf est excité toutes les 15 minutes. On inscrit la contraction à chaque excitation et on lit la valeur de la déviation du galvanomètre. Dans cette expérience, j'ai vu le courant d'action persister 3 heures un quart après la disparition des secousses. Si nous représentons graphiquement les résultats obtenus, nous obtenons la courbe suivante :

(1) Hermann, *Handb. d. Phys. d. Bewegungsapp.* I, p. 217.

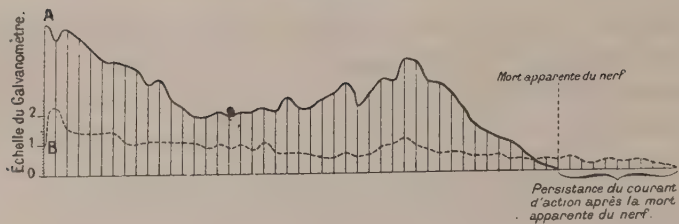


Fig. 2. — A, courbe de la contraction musculaire; B, courbe du courant d'action.

Cette expérience montre que le nerf est resté vivant trois heures après sa mort apparente. La courbe montre en outre l'accroissement du courant d'action corrélatif de l'accroissement des secousses pendant la période d'hyperexcitabilité qui précède la mort du nerf, phénomène déjà observé par Du Bois-Reymond.

EXPÉRIENCE II. — Même dispositif que dans l'expérience précédente. On recherche quelle est la valeur minimum du courant nécessaire à déterminer une contraction et, cette valeur connue, on excite le nerf par un courant encore plus faible, mais en donnant une courte durée aux excitations afin d'éviter que l'addition latente de celles-ci provoque une secousse. On observe alors l'apparition du courant d'activité à chaque excitation.

Cette expérience vient, à l'appui de la précédente, montrer que, malgré qu'il ne se produise dans le muscle aucun changement de forme appréciable, il se produit dans son intérieur des modifications qui donnent naissance à un courant. Je donnerai encore une nouvelle preuve de ce fait dans une expérience citée plus loin et faite dans des conditions différentes (Exp. IV).

EXPÉRIENCE III. — On décapite une grenouille; on découvre le gastrocnémien (seulement ce muscle), de manière à l'exposer aux causes de dépérissement; mais on le maintient constamment à l'humidité. Le nerf est ainsi placé dans de meilleures conditions que le muscle pour la conservation de son excitabilité. Lorsque les contractions musculaires ont disparu par excitation directe, on dispose le gastrocnémien comme dans les expériences précédentes, puis on excite le sciatique (coupé et chargé sur les

crochets de l'excitateur). A chaque excitation, on observe l'apparition du courant d'activité du muscle. Dans une expérience, j'ai vu le courant d'action persister 13 heures après la mort apparente du muscle.

Dans cette expérience, il y a à la fois persistance de la vie dans le muscle et dans le nerf après qu'ils ont cessé de la manifester par des phénomènes apparents au myographe ou à l'œil.

EXPÉRIENCE IV. — On prépare le gastrocnémien d'une grenouille; le fémur est solidement fixé à une pince appliquée sur

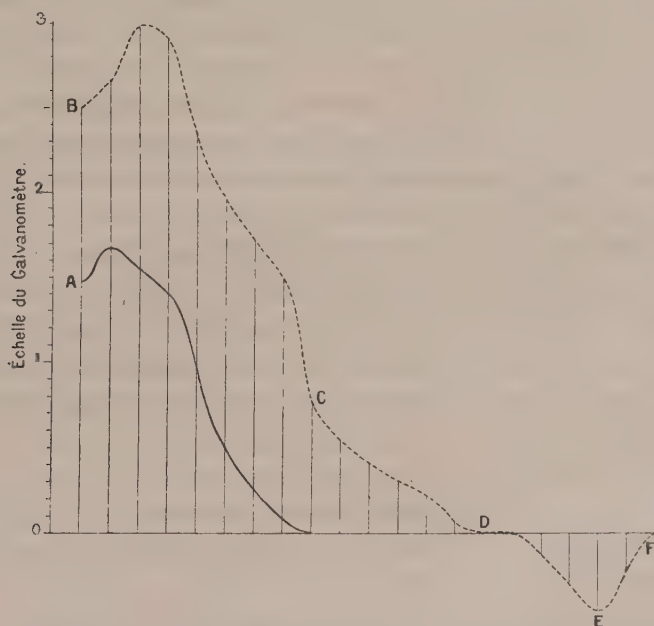


Fig. 3. — A, courbe de la contraction musculaire; B, courbe du courant d'action.

la plaque D (fig. 1). Le sciatique est isolé, coupé et chargé, puis le muscle est tendu par un poids croissant. On excite le nerf toutes les 2 minutes environ. On observe au début une augmentation du courant d'activité concordant avec une augmentation de la hauteur des secousses. La traction augmentant, la contraction et le courant d'action diminuent. En C, les contractions

ont disparu, alors que le courant d'action persiste encore, et diminue progressivement jusqu'en D, où il devient nul. La traction continuant encore, on observe alors l'apparition d'un nouveau courant, de sens contraire au premier. A partir de E, ce courant diminue, puis disparaît, la distension du muscle étant à son maximum et ce dernier étant devenu inexcitable par l'intermédiaire du nerf.

Nolons, dans cette expérience, la présence du courant d'activité alors que les contractions musculaires ont déjà disparu.

Quant au courant de sens contraire observé en DF, il doit être rapporté à la *variation positive* observée par M. d'Arsonval(1), courant qui se produit lorsqu'on étire un muscle. Mais dans ce dernier cas, le muscle ne joue qu'un rôle passif, tandis que le courant que j'ai observé se produit dans un muscle en état d'activité, et tend à montrer que le muscle peut, dans certaines conditions, s'allonger sous l'influence d'une excitation. On peut encore constater directement ce fait en suspendant d'emblée au muscle un poids plus considérable que celui qu'il peut soulever ; à la première excitation, on pourra observer la variation positive. Mais je tiens à dire ici, que souvent on ne l'observe pas et qu'on constate l'apparition du courant d'action, sans doute parce que le poids choisi n'est pas assez lourd.

Je ne puis parler de ces faits sans citer les expériences de Weber et donner une nouvelle confirmation d'un fait contesté et nié : l'allongement possible du muscle sous l'influence d'une excitation.

En résumé je conclurai de cette série d'expériences :

1° Que les nerfs en état de mort apparente peuvent engendrer dans le muscle la production du courant d'activité.

2° Que les muscles ayant déjà perdu toute contractilité répondent à l'excitation de leur nerf par un phénomène électromoteur.

(1) A. d'Arsonval, *Relations entre la tension superficielle et certains phénomènes électriques d'origine animale*. (Arch. de physiologie, 1889.)

3° Qu'un courant trop faible pour déterminer une contraction détermine néanmoins l'apparition du courant d'activité.

Un autre fait intéressant à remarquer dans ces expériences est que le courant d'activité du muscle paraît résulter de l'activité physiologique de ce dernier et non d'une modification dans ses propriétés physiques. Ce fait concerne plus particulièrement les théories de la contraction musculaire dont il ne sera pas question ici.

II. — *Persistance de la contractilité dans les muscles après la mort générale, et dans l'état de rigidité cadavérique.* — Il est admis par tous les physiologistes que l'excitabilité musculaire disparaît en général 3 ou 4 heures après la mort chez les mammifères ; et l'on donne comme signe absolu de la perte de l'excitabilité, l'apparition de la rigidité cadavérique. Je n'insisterai pas sur l'énumération des faits remarquables de longue persistance de l'excitabilité, faits qui sont exposés dans les traités de physiologie. Je me bornerai à dire qu'aucune des recherches faites sur ce sujet jusqu'à ce jour n'a trait à la persistance de l'excitabilité dans les muscles rigides. Aucune des manifestations vitales essentielles n'a encore été constatée dans ces derniers. Les expériences qui suivent ont pour but de démontrer que les muscles en état de rigidité peuvent rester excitables, même par l'intermédiaire de leur nerf. Dans l'exposé de ces recherches, je passerai successivement en revue l'excitabilité indirecte et l'excitabilité directe (électrique, mécanique et chimique).

EXCITABILITÉ INDIRECTE

Un muscle peut être complètement rigide avant que son nerf ait perdu son excitabilité, et même avant qu'elle ait diminué sensiblement. Pour démontrer ce fait, je fais l'expérience suivante :

EXPÉRIENCE V. Juin 1894. — Plusieurs grenouilles sont strychninisées par une faible dose de strychnine (2 à 3 dixièmes de milligramme); on les décapite lorsque les convulsions ont

cessé. La rigidité survient au bout d'un temps variable, quelquefois au bout d'une heure. On conserve dans un endroit frais celles dont la rigidité a été la plus précoce et on interroge toutes les heures l'excitabilité du nerf sciatique. J'ai pu, dans ces conditions, obtenir par l'excitation de ce nerf, de fortes contractions du gastrocnémien, six heures après l'apparition de la rigidité, et j'aurais vu l'excitabilité persister plus longtemps, si la nuit n'avait mis fin à mon observation. Dans cette expérience, le sciatique était coupé et chargé sur une pince pour éviter toute dérivation du courant excitateur, et j'ai employé des courants dont la dérivation était insuffisante à faire contracter le gastrocnémien, lorsque les électrodes étaient appliquées sur la cuisse.

EXCITABILITÉ DIRECTE

Excitabilité électrique. — Les muscles rigides peuvent encore conserver pendant assez longtemps leur excitabilité aux courants électriques. Le fait s'observe surtout sur les animaux chez lesquels la rigidité a apparu rapidement. Voici plusieurs expériences à l'appui de ce fait :

EXPÉRIENCE VI. 9 février 1894. — Un chat est tué par inhalations de chloroforme à 2 h. 30 m.

A 3 h. 30 m., la rigidité commence à se produire dans tous les membres.

A 4 h. 20 m., rigidité déjà très forte.

A 4 h. 35., rigidité totale de tout le corps. Les muscles du tendon d'Achille donnent, par l'excitation électrique, de fortes contractions. Les muscles des membres antérieurs sont encore excitables.

A 5 h. 10 m., les muscles des membres antérieurs sont devenus inexcitables.

A 6 h., gastrocnémien encore excitable, mais pas totalement ; une partie du muscle ne répond déjà plus à l'excitation.

A 6 h. 25 m., le courant excitateur provoque encore à la surface du muscle de nombreuses contractions fibrillaires.

A 6 h. 40 m., disparition de l'excitabilité.

Il y a donc eu dans ce cas une persistance de deux heures

dans l'excitabilité après la rigidification complète des muscles.

Ce phénomène est constant chez le cheval, chez lequel la rigidité survient en général brusquement après la mort, au bout d'une demi-heure à une heure.

EXPÉRIENCE VII. 17 mars 1894. — On sectionne le bulbe d'un cheval à 3 h. 45 m. Il tombe sur le côté droit.

A 4 h., on perçoit déjà une rigidité assez forte dans le membre postérieur droit reposant sur le sol (1), et une rigidité notable des mâchoires.

A 4 h. 15 m. Patte postérieure droite totalement rigide ; la gauche en voie de rigidification. La rigidité débute dans les deux pattes antérieures ; elle est plus considérable du côté droit.

5 h. Patte postérieure gauche totalement rigide.

5 h. 30. Patte antérieure droite totalement rigide.

5 h. 40. Patte antérieure gauche totalement rigide.

6 h. Le muscle bifémoro-calcanéen, totalement rigide depuis 4 h. 15 m., est découvert et excité électriquement. Il donne de fortes contractions en masse.

6 h. 50 m. Excitabilité en voie de disparition dans le bifémoro-calcanéen, persistante dans les muscles des membres antérieurs.

7 h. 15 m. Excitabilité disparaît dans les muscles des pattes antérieures.

La persistance de l'excitabilité dans le muscle bifémoro-calcanéen a donc été environ de 2 heures 35 minutes après la rigidification complète. Mais cette persistance peut être beaucoup plus longue. M. Chauveau l'a vue souvent se prolonger jusqu'à 5 heures après l'apparition de la rigidité. Chez la grenouille, cette persistance peut atteindre douze heures.

Excitabilité mécanique. — Lorsque l'excitabilité électrique est perdue, le muscle rigide peut encore conserver l'excitabilité mécanique. M. Chauveau l'a vue persister jusqu'à 15 heures après l'apparition de la rigidité chez le cheval. J'ai cons-

(1) Dans cette observation, comme dans une foule d'autres, j'ai toujours vu le côté du corps qui repose sur le sol, devenir rigide plus rapidement que l'autre côté et acquérir une rigidité plus considérable.

taté souvent une persistance de 3 ou 5 heures chez le chat, le chien ; je ne citerai pas d'expériences faites sur ces animaux, mais sur le fœtus qui se prête mieux à l'étude du phénomène.

EXPÉRIENCE VIII. 17 mars 1894. — Une chatte en gestation est tuée par le gaz d'éclairage à 1 h. On extrait immédiatement 5 fœtus d'une longueur de 8 centimètres, avec l'amnios intact dans lequel on les conserve, en les mettant dans un endroit frais.

Je décrirai la succession des phénomènes chez deux fœtus (1).

Fœtus n° 1. — 17 mars. Mort à 1 h. 15 m.

3 h. 15 m. Excitabilité électrique disparaît.

8 h. soir. Pas traces de rigidité.

18 mars, 8 h. matin. Rigidité manifeste et très nette (2), excitabilité mécanique très vive.

19 mars, 8 h. Excitabilité mécanique faible, mais encore nette. Elle disparaît à 10 h.

Fœtus n° 2. — 17 mars. Mort à 1 h. 20 m.

4 h. 10 m. Excitabilité électrique disparaît.

18 mars, 8 h. matin. Rigidité très nette, excitabilité mécanique très vive.

20 mars. Excitabilité mécanique disparaît à 2 h.

En résumé, chez 3 fœtus, l'excitabilité mécanique a persisté de 25 à 27 heures après le moment où la rigidité a été constatée. Chez les deux autres, elle a persisté environ 53 ou 54 heures au minimum, après ce moment. — Remarquons aussi dans cette expérience le temps assez long qui s'est écoulé jusqu'à l'apparition de la rigidité. Ce temps a dépassé 7 heures. La rigidité a été retardée, parce que les fœtus ont été refroidis après la mort ; si en effet on les laisse dans le corps de la mère, là où leur température se conserve assez longtemps notablement au-dessus de la température extérieure, on les voit devenir rigides au bout de trois à cinq heures.

(1) Ces deux fœtus ont présenté les deux chiffres extrêmes comme persistance de l'excitabilité.

(2) La rigidité s'est produite pendant la nuit.

Un fait frappant dans l'expérience précédente est le contraste qui existe entre la disparition assez rapide de l'excitabilité électrique et la longue persistance de l'excitabilité mécanique. En effet, chez le fœtus, l'excitabilité électrique disparaît plus rapidement que chez l'adulte, tandis que l'excitabilité mécanique persiste beaucoup plus longtemps que chez ce dernier; je terminerai par quelques mots sur les caractères de la contraction des muscles du fœtus: Une percussion faite sur un point quelconque du corps, à travers la peau, détermine presque aussitôt la formation d'un bourrelet très apparent qui soulève le tégument. Si la percussion porte sur un muscle découvert, on voit se produire une contraction en masse, avec formation d'un bourrelet au point touché; cette contraction est lente et dure de 20 à 30 secondes; le muscle peut rester contracté assez longtemps jusqu'à 20 ou 30 minutes. Chez le fœtus n° 2, le deuxième jour après la mort, en percutant le biceps brachial, je faisais naître facilement une contraction qui déterminait une flexion de l'avant-bras sur le bras d'environ 70°; cette flexion se produisait lentement, mais en moins d'une demi-minute.

Quant à la rigidité du fœtus que j'ai constatée dans cette expérience, rigidité qui est niée, j'en parlerai dans le chapitre suivant.

Je m'appuierai aussi sur cette expérience pour montrer que le muscle rigide peut rester longtemps vivant, puisque dans le cas actuel, cette persistance de la vie a dépassé deux jours.

Excitabilité chimique. — Les muscles devenus inexcitables électriquement et mécaniquement peuvent encore conserver l'excitabilité à certains agents chimiques tels que le chloroforme, l'éther, l'ammoniaque. Le mode d'action de ces agents n'est pas encore connu, aussi ai-je cherché à l'étudier assez complètement. On sait que l'action prolongée des vapeurs de chloroforme sur le muscle y détermine un raccourcissement lent analogue à la rigidité. Le muscle parvenu à cet état ne revient pas sur lui-même et devient inexcitable. Mais c'est

là ce qu'on obtient en faisant agir le chloroforme pendant longtemps sur le muscle.

J'ai remarqué que la sensibilité du muscle au chloroforme va en augmentant après la mort et que cette sensibilité peut atteindre une telle intensité que le moindre contact avec les vapeurs de chloroforme détermine immédiatement une contraction énergique et beaucoup plus rapide que sur le muscle frais. J'ai pu ainsi, en faisant agir les vapeurs de chloroforme pendant un temps très court, obtenir des séries de contractions. Je cite une expérience.

EXPÉRIENCE IX. — Grenouille décapitée le 25 janvier à 2 heures.

Le 29 janvier, disparition de l'excitabilité électrique et mécanique.

Le 1^{er} février à midi, la rigidité n'a pas encore apparue. On fait agir le chloroforme sur le gastrocnémien pendant deux ou trois secondes seulement, et on inscrit la contraction sur un cylindre faisant un tour en 24 heures. L'excitation est répétée quatre fois. On obtient cinq contractions de moins en moins intenses, avec retour du muscle sur lui-même (I, II, III, IV, V), une sixième excitation faite dans les mêmes conditions que les autres reste sans effet. On continue à inscrire la courbe du muscle. Il entre en rigidité pendant la nuit, à partir de 7 h. du soir, comme le montre le tracé (à partir de A).

Le lendemain, on excite de nouveau le muscle à plusieurs reprises. On obtient



Fig. 4. — Action du chloroforme sur les muscles de la grenouille.

trois contractions décroissantes d'intensité (VI, VII, VIII). Une quatrième excitation est sans effet. Au bout de 40 minutes, on excite de nouveau le muscle, et on obtient une faible contraction (IX, fig. 4).

Les faits suivants ressortent de cette expérience :

1° Le muscle normal excité par le chloroforme en vapeurs, après s'être contracté, peut revenir sur lui-même, incomplètement c'est vrai, mais en grande partie ;

2° Après ces excitations répétées par le chloroforme, le muscle a conservé la propriété d'entrer en rigidité ;

3° Il peut y avoir de nouvelles contractions après l'apparition de la rigidité.

Je ferai remarquer de plus que ces séries de contractions ont de l'analogie avec les tracés de la fatigue musculaire. Je crois qu'il s'agit là d'un phénomène d'excitation et non d'un phénomène de coagulation de la myosine par la vapeur de chloroforme, comme on l'admet généralement. J'ai répété très souvent, du reste, l'expérience suivante : Je faisais agir le chloroforme sur un muscle frais pendant le temps juste suffisant pour provoquer un fort raccourcissement ; et je constatais qu'après ce raccourcissement, le muscle avait conservé son excitabilité électrique, malgré la persistance du raccourcissement.

Il est curieux de remarquer aussi que la contraction du muscle se continue après que l'excitation a cessé, et qu'elle ne prend fin qu'au bout de quelques minutes, quelquefois un quart d'heure et une demi-heure !

Si ces contractions étaient dues à la coagulation des albuminoïdes par le chloroforme, on se demande pourquoi cette coagulation ne se produirait que dans les premiers temps de la rigidité, alors qu'il persiste *toujours* dans le muscle des albuminoïdes coagulables ! Je crois qu'il est plus exact de dire que le chloroforme agit en excitant le muscle, et qu'il y détermine une contraction de forme particulière.

J'ai dit plus haut que la sensibilité du muscle au chloro-

forme s'accroît après la mort. Il existe une période d'hy-

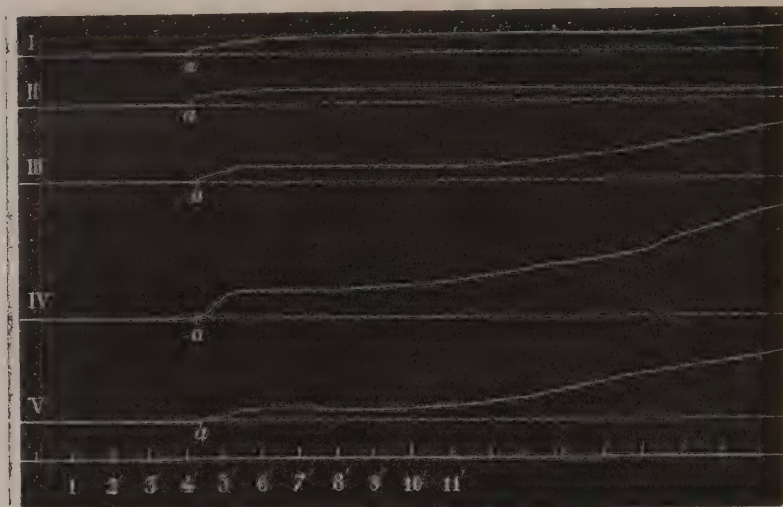


Fig. 5. — *a*, début de l'action du chloroforme.

- I. Muscle frais. — II. Muscle d'une grenouille tuée depuis deux jours. — III. Muscle d'une grenouille tuée depuis quatre jours (encore excitable électriquement). — IV. Muscle d'une grenouille tuée depuis six jours (commençant à entrer en rigidité). — V. Muscle d'une grenouille tuée depuis huit jours (rigide depuis trois jours).

perexcitabilité, depuis le moment où l'excitabilité électrique

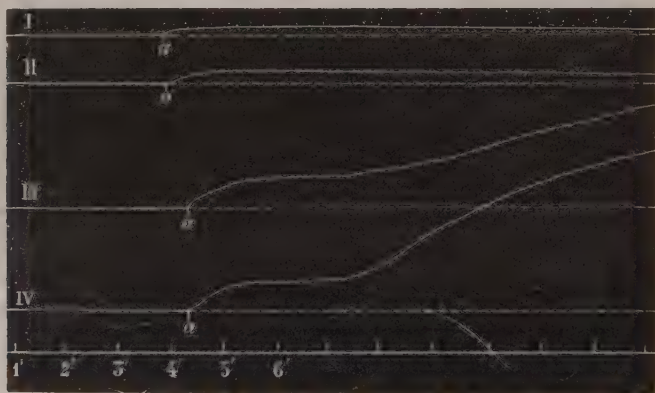


Fig. 6. — *a*, début de l'action du chloroforme.

- I. Muscle frais. — II. Muscle d'une grenouille tuée depuis cinq jours (excitable électriquement). — III. Muscle d'une grenouille tuée depuis cinq jours (inexcitable électriquement depuis vingt-quatre heures). — IV. Muscle d'une grenouille tuée depuis six jours (muscle dans lequel la rigidité est commencée à peine).

décroît et va disparaître jusqu'à la rigidification complète du muscle. Il y a décroissance progressive à partir de ce moment.

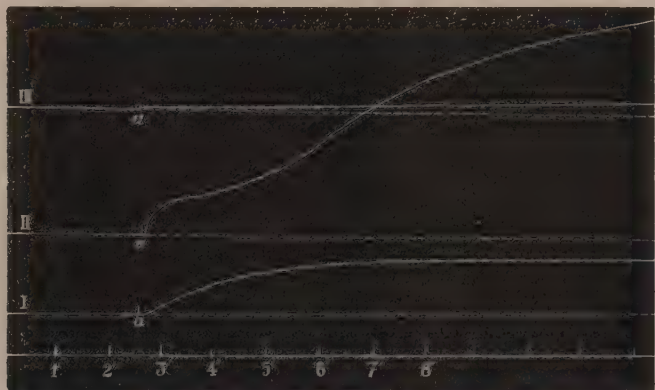


Fig. 7. — *a*, début de l'action du chloroforme.

I. Muscle frais. — II. Muscle inexcitable électriquement, sur le point d'entrer en rigidité. — III. Muscle rigide depuis deux jours.

Il n'est pas possible de démontrer ce fait sur un seul muscle, car l'action trop souvent répétée du chloroforme le tue, et les dernières contractions obtenues ne peuvent plus être

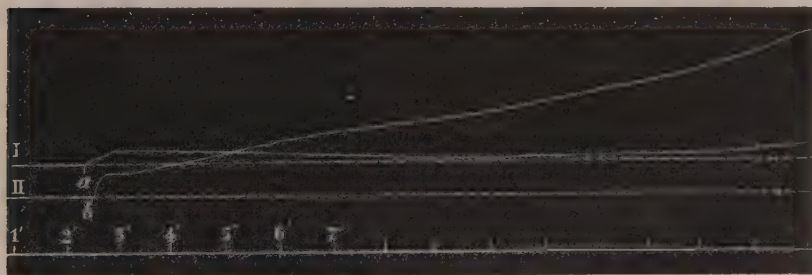


Fig. 8. — *ab*, début de l'action du chloroforme.

I. Muscle en repos. — II. Muscle fatigué.

comparées aux premières. Il faut s'adresser à des muscles différents. Voici comment j'ai réalisé l'expérience : On prend cinq grenouilles de même taille et de même espèce (*Rana temporaria*) et on les tue successivement à un jour d'intervalle. On a

ainsi des muscles dans toutes les périodes d'excitabilité, jusqu'au muscle complètement rigide. Le cinquième jour, on dispose cinq gastrocnémiens sur un myographe portant cinq leviers absolument comparables comme longueur, poids

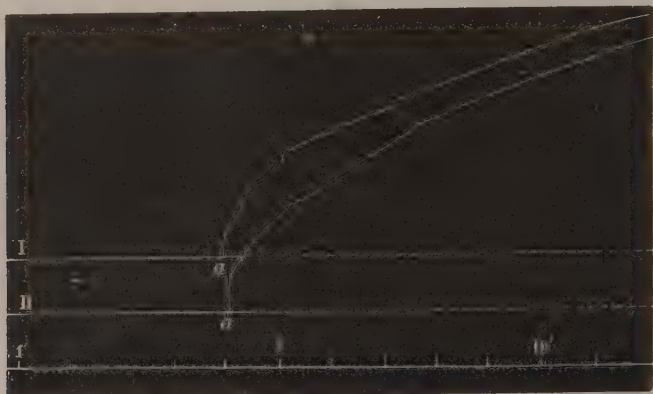


Fig. 9. — a , début de l'action du chloroforme.

I. Muscle en repos. — II. Muscle fatigué.

tenseur, etc. On recouvre les cinq muscles d'une cage en verre et on les excite par le chloroforme. L'excitation est ainsi identique comme durée et comme intensité pour tous les muscles. Les tracés obtenus dans ces conditions

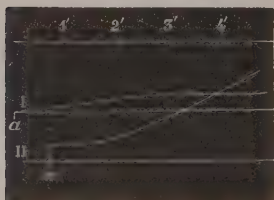


Fig. 10. — Ligature et fatigue.

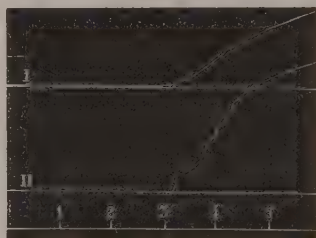


Fig. 11. — Ligature des vaisseaux.

a , début de l'action du chloroforme. — I. Muscle en repos et normal. — II. Muscle fatigué et dont les vaisseaux ont été ligaturés.

démontrent nettement le fait énoncé plus haut (fig. 5, 6, 7).

J'ai vu de même qu'un muscle fatigué devient plus sensible au chloroforme qu'un muscle en repos. La ligature des vaisseaux, le dessèchement, etc., toutes les conditions de dépé-

rissement m'ont paru agir dans le même sens. J'ai fait ces dernières expériences en opérant sur les deux gastrocnémiens d'une même grenouille, tétanisant l'un et laissant l'autre au repos (fig. 8, 9, 10, 11).

J'ai répété les mêmes expériences avec l'ammoniaque qui, au contraire du chloroforme, est un dissolvant des albuminoïdes. J'ai obtenu de même des contractions des muscles rigides. Ces contractions s'affaiblissent à partir de la mort

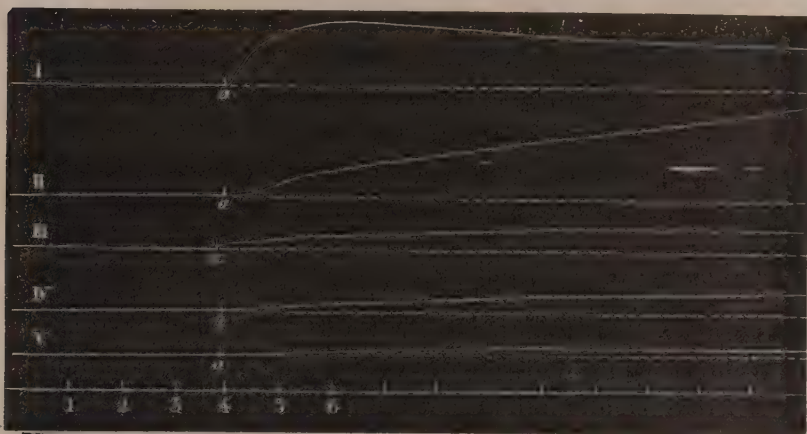


Fig. 12. — a, début de l'action de l'ammoniaque (vapeurs).

I. Muscle frais. — II. Muscle entrant en rigidité. — III. Muscle rigide depuis un jour. — IV. Muscle rigide depuis deux jours. — V. Muscle rigide depuis trois jours.

de l'animal, mais elles persistent encore plusieurs jours sur le muscle rigide (fig. 12).

Je n'ai pas vu de période d'hyperexcitabilité, et plutôt une diminution de sensibilité à cet agent par la fatigue.

Phénomènes électriques et calorifiques pendant la contraction. — J'ai étudié les phénomènes électriques et calorifiques qui se produisent pendant la contraction déterminée par l'action du chloroforme sur le muscle rigide.

Un gastrocnémien de grenouille est isolé et relié à un galvanomètre de Thomson; le courant musculaire est recueilli par deux électrodes impolarisables de d'Arsonval. On constate

alors dans le muscle qui se contracte un courant de même sens que le courant d'action du muscle frais.

Si d'autre part on relie le galvanomètre à deux aiguilles thermo-électriques piquées, l'une dans un muscle rigide, l'autre dans un muscle tué par la chaleur, et qu'on fasse arriver sur ces muscles de la vapeur de chloroforme (qui doit être rigoureusement en équilibre de température avec l'air ambiant), on constate la production d'un courant indiquant un échauffement dans le muscle rigide.

Je n'ai pas encore étudié d'une manière complète l'excitabilité chimique des muscles des mammifères. J'ai vu cependant que les muscles rigides sont encore excitables par le chloroforme. Dans deux cas, j'ai encore déterminé une contraction au bout de vingt-six ou vingt-huit heures.

CONCLUSIONS DU CHAPITRE I. — De l'ensemble de toutes ces expériences, on peut dégager les faits suivants :

1° Alors que la contractilité a entièrement disparu dans les muscles, on peut encore y constater des phénomènes d'activité physiologique, tels qu'un courant d'action succédant à une excitation ;

2° Le muscle devenu complètement rigide, même depuis fort longtemps, peut conserver son excitabilité aux agents électriques, mécaniques et chimiques. Chez le cheval, ce fait est la règle ; on le remarque aussi presque toujours chez le chat et le chien. D'après Catherine Schipiloff (1), on observerait quelquefois une persistance de l'excitabilité mécanique pendant quelques minutes après le début de la rigidité. Je dirai que ce fait est plutôt la règle que l'exception chez les mammifères, à part le lapin, le cobaye, où la contractilité disparaît très rapidement et avant l'apparition de la rigidité, comme l'a vu C. Schipiloff. Je dirai de plus que, très souvent, ce n'est pas pendant quelques minutes, mais pendant des heures

(1) Catherine Schipiloff, *Recherches sur la nature et les causes de la rigidité cadavérique*. (Rev. méd. de la Suisse romande, 1889.)

qu'on peut observer la persistance de l'excitabilité dans les muscles. J'ai montré qu'on pouvait l'observer pendant plus de deux jours chez le fœtus ;

3° Sans faire aucune hypothèse sur la nature de la rigidité cadavérique, on peut dire qu'elle n'est pas incompatible avec la persistance de l'excitabilité dans les muscles ; s'il est vrai que la rigidité est due à la coagulation des albuminoïdes du muscle, ce dernier peut néanmoins conserver ses propriétés vitales pendant un certain temps et malgré cette coagulation ;

4° Les muscles rigides peuvent rester excitables et très longtemps à certains agents tels que le chloroforme et l'ammoniaque. Ce fait est en contradiction avec les observations de Catherine Schipiloff (1), qui dit que le chloroforme n'exerce pas la moindre action sur les muscles qui ont perdu l'excitabilité mécanique. Mais cet auteur a fait ses expériences à l'aide d'un procédé qui manque de sensibilité. Ces recherches doivent, en effet, être faites à l'aide de la méthode graphique si l'on veut qu'elles donnent des indications précises.

CHAPITRE II

SUR LES CONDITIONS DANS LESQUELLES SE PRODUIT LE PHÉNOMÈNE DE LA RIGIDITÉ CADAVÉRIQUE.

Je ne m'étendrai pas sur l'historique de cette question ; il est donné dans tous les traités de physiologie. Je ne ferai que citer en passant les travaux de Louis, Nysten, Sommer. J'arrive directement aux deux théories qu'on a données pour expliquer le phénomène de la rigidité cadavérique. Brown-Séquard, dans toute une série de travaux, cherche à montrer que l'état de rigidité est dû à une contraction musculaire permanente, que les muscles rigides sont doués de vie jus-

(1) Catherine Schipiloff, *Étude sur la contractilité des muscles striés*. (Rev. méd. de la Suisse romande, 1894.)

qu'au moment où la putréfaction s'en empare, et que la rigidité n'est pas due, « même en partie », à la coagulation des matières albuminoïdes (1). D'autre part, Kühne (2), dans ses recherches sur la coagulation du plasma musculaire, attribue la rigidité cadavérique à la coagulation des albuminoïdes du muscle. Nous sommes ainsi en présence de deux théories, l'une faisant de la rigidité un phénomène purement physiologique, l'autre l'attribuant à un phénomène purement chimique. Sans vouloir prendre parti pour l'une plutôt que pour l'autre, j'ai recherché les conditions, très mal connues, dans lesquelles se produit le phénomène; j'ai déjà montré dans le chapitre précédent, qu'il n'est pas incompatible avec la persistance de l'excitabilité dans les muscles et même dans les nerfs.

J'examinerai successivement les points suivants :

1° La rigidité est-elle un phénomène général?

2° A quel moment apparaît-elle après la mort?

3° Durée de la période de développement et de la période d'état de la rigidité. Influence du travail, de l'inanition.

4° Signification des mouvements spontanés d'élongation et de raccourcissement des muscles rigides.

5° Action du système nerveux sur la production de la rigidité.

6° Certaines substances qui sont utilisées dans le travail musculaire varient-elles pendant l'état de rigidité?

7° Causes de la disparition de la rigidité.

(1) Brown-Séquard, *Gaz. méd., Paris*, nos 17, 24, 27; 1851.

— — — n° 39, 1851.

— — — n° 42, 1857.

— *Journ. de la physiologie*, t. I, 1858.

— — — t. II, 1859.

— *C. R.*, t. III, 1886.

— *C. R.*, t. CV, p. 556, 1887.

— *Arch. de physiologie*, 1889, p. 675.

— — — 1889, p. 726.

— — — 1890, p. 628.

— — — 1892, p. 119.

(2) Kühne, *Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität*. Leipzig, 1864.

La rigidité est un phénomène général chez les animaux. — L'immense majorité des observateurs l'ont toujours vue se produire chez tous les animaux. Cependant, Bichat dit que la rigidité manque après la mort par asphyxie; John Hunter, qu'elle manque également après la mort par fulguration; il est de plus admis généralement que le fœtus ne devient pas rigide. Cependant, Mende (1) dit que la rigidité ne manque chez le fœtus humain qu'avant le septième mois. Dans les observations que j'ai faites, j'ai toujours vu les fœtus du chat et du chien devenir rigides. J'en ai examiné de diverses longueurs, depuis 3 centimètres jusqu'à 7 et 8. J'ai montré précédemment que la rigidité apparaît tardivement lorsque le fœtus a été refroidi après son extraction du corps de la mère, mais que cette rigidité se produit toujours, que le fœtus soit encore inclus dans l'amnios ou qu'il en soit extrait.

A une époque rapprochée de la naissance, la rigidité devient considérable et il est impossible de la méconnaître. Chez les fœtus moins âgés, elle est moins nette, à cause du faible développement du système musculaire et de la moindre résistance des os. Il est certain qu'on se trouve là dans des conditions défavorables à l'observation du phénomène, et que si la rigidité est plus faible, c'est surtout parce que les os sont cartilagineux et n'offrent pas une résistance suffisante à la rétraction des muscles. Malgré cela le phénomène est encore très net; les membres ne peuvent pas être mis dans une position quelconque. Sitôt qu'on les déplace de leur position, ils la reprennent instantanément, comme le ferait un ressort. Il y a de plus une certaine résistance au déplacement qui n'existe pas dans le fœtus non rigide.

Quant aux animaux tués par asphyxie, ils deviennent toujours rigides, sans exception; ils le deviennent souvent plus vite que les animaux tués d'une autre manière, et la rigidité peut y acquérir une intensité plus considérable.

(1) Mende, *Handb. d. gericht, Med.*, II S. 278; III S. 405. Leipzig, 1819.

Dans la mort par fulguration, la rigidité apparaîtrait et disparaîtrait rapidement, d'après Brown-Séquard, et ce serait pour cette raison qu'on l'a méconnue. Elle a été du reste constatée chez des individus fulgurés (Tourdes).

En résumé, on peut dire en général que la rigidité apparaît chez tous les animaux ; on ne connaît jusqu'ici aucune condition dans laquelle elle ne se produise pas.

Époque de l'apparition de la rigidité. — Lorsqu'on tue un animal en pleine santé, la rigidité des membres et des mâchoires ne devient perceptible à la main qu'au bout d'un certain temps, variable de une heure à trois heures en général, chez le chien et le chat. Aussi est-il admis par tous les physiologistes que, chez les mammifères, la rigidité *débute* un certain temps après la mort, de une heure à trois dans la grande majorité des cas. Ce fait n'est pas exact ; la méthode graphique, appliquée à ces recherches, montre que le phénomène se passe d'une autre manière. Des expériences ont déjà été faites par cette méthode par Schläfer et Walker (1). Ces auteurs ont trouvé que la rigidité commence, chez la grenouille, trois heures à quatre heures et demie après disparition de l'excitabilité dans le muscle, et qu'elle s'établit complètement en cinq ou sept heures à partir de ce moment. Ces faits sont exacts et j'ai obtenu les mêmes résultats chez la grenouille. Mais il n'en est pas ainsi chez les mammifères. En effet, chez ces derniers, la rigidité commence à se produire immédiatement après la mort. Je me suis servi du chien et du chat pour inscrire ces phénomènes. Aussitôt que l'animal est mort, un membre postérieur est fixé solidement en plusieurs points, cuisse, genou, pied. Cette fixation doit être absolue, afin d'éviter que les mouvements des autres muscles retiennent sur le myographe et viennent modifier la courbe.

Le tendon du gastrocnémien est ensuite détaché et relié au myographe. Le tracé est pris sur un cylindre faisant

(1) Cités par Hermann, *Handbuch der Physiologie der Bewegungsapparate*, I, p. 144.

un tour en vingt-quatre heures. Les tracés obtenus (fig. 13 et 14), montrent que la rétraction du muscle commence aussitôt que le tendon est relié au myographe. Quant au temps qui s'écoule jusqu'à la rétraction complète du muscle,



Fig. 13. — 3 novembre 1894. — Chien normal, mort par section du bulbe. Inscription commencée cinq minutes après la mort.

il est variable avec l'état de l'animal au moment de la mort, avec le genre de mort, avec la température extérieure. L'influence de ces conditions sur la rigidité apparente des muscles a été déjà bien étudiée et je n'insisterai pas davantage sur ce point.

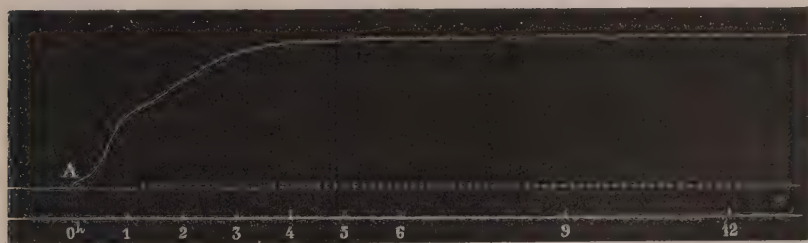


Fig. 14. — 7 août 1894. — Chat empoisonné par la vératrine. Inscription commencée en A, 10 minutes après la mort. (Durée du raccourcissement, un peu plus de 3 heures et demie.)

Ce qui nous intéresse plus particulièrement est de savoir quelles sont les relations qui existent entre la durée de l'excitabilité du muscle après la mort, et la durée de l'état de rigidité. Brown-Séquard a fait voir que l'excitabilité musculaire et la rigidité persistent beaucoup plus longtemps chez les in-

dividus morts subitement que chez les individus morts après de longues maladies. Il a montré que la rigidité est d'autant plus durable que l'excitabilité est plus considérable au moment de la mort. Il est certain que ce rapport existe, mais il y a là deux faits, reconnaissant peut-être la même cause, mais ne pouvant pas s'expliquer l'un par l'autre ; la longue durée de l'excitabilité du muscle après la mort ne nous dit pas pourquoi la rigidité est plus prolongée. Prenons comme exemple un animal mort après une grande fatigue ; nous voyons l'excitabilité disparaître rapidement et la rigidité apparaître avec rapidité. La cause de ces deux faits est ici bien connue : c'est le travail musculaire. Mais quel est le mécanisme de ce phénomène ? Il est aussi obscur que celui de la fatigue musculaire. On a dit qu'il résulte de l'action, sur le muscle, d'un sang pauvre en oxygène, riche en acide carbonique et en produits de désassimilation. Ainsi, à l'appui de cette hypothèse, M. Ch. Richet fait l'expérience suivante (1) : il coupe le sciatique d'un lapin et tétanise l'animal, puis il le tue. Il voit alors la patte dont le sciatique a été coupé, devenir presque aussi vite rigide que l'autre, bien qu'elle ait échappé aux convulsions des autres membres. A cette expérience, je ferai l'objection suivante : La section seule du sciatique est insuffisante pour énerver la patte. La masse des adducteurs (2 adducteurs et droit interne) est innervée par le nerf obturateur. Le nerf fessier supérieur innerve le muscle tenseur du fascia lata ; le triceps fémoral est innervé par le nerf crural. Tous ces muscles participent donc aux contractions générales du corps, malgré la section du sciatique.

J'ai répété cette expérience sur le chien, mais en sectionnant les trois nerfs : sciatique, crural et obturateur. L'animal est tétanisé par la strychnine. On lui fait la respiration artificielle pour prolonger la durée du tétanos, puis on le tue par la section du bulbe. Dans ces conditions on voit le membre

(1) Ch. Richet, *Physiologie des nerfs et des muscles*. Paris, 1882.

énervé devenir rigide beaucoup plus tard que l'autre. Ainsi, dans une expérience, la rigidité a commencé à être apparente dans le membre énervé au bout de deux heures et demie, tandis que dans l'autre, elle était complète au bout de deux heures et quart. Elle n'a atteint son maximum d'intensité dans le membre énervé qu'au bout de quatre heures. — Les mêmes résultats avaient déjà été obtenus, du reste, par Brown-Séguard.

Il est bien probable que, si les produits excrémentitiels formés dans le muscle entrent en cause dans le cas de rigidification rapide après la mort, ce n'est que pour une bien faible partie.

Chez les animaux morts d'inanition, ou tués après une inanition prolongée, la rigidité cadavérique survient brusquement et disparaît rapidement, et cela d'une manière d'autant plus accentuée que l'inanition a duré plus longtemps. Le tableau suivant est un résumé de quelques observations relatives à ce sujet :

DATES	ESPÈCE	GENRE DE MORT	DURÉE du développement de la rigidité.	DURÉE de l'état de rigidité.	DURÉE de l'inanition.
30 mai 1894.	Chien.	Tué par le chloroforme.	2 h. 1/2	72 heures	21 jours.
24 juin —	—	Tué par section du bulbe.	2 heures.	5 —	38 —
24 juin —	Chat.	Tué par le gaz d'éclairage.	1 —	8 —	24 —
25 juin —	—	Mort d'inanition.	1 —	32 —	56 —
16 juil. —	—	—	2 h. 1/2	37 —	36 —
13 déc. —	—	—	1/2 heure	5 jours	22 —
14 janv. 1895.	—	—	1/2 —	4 —	26 —
5 fév. —	—	—	1 h. 1/4	10 —	13 —

On peut comparer ces chiffres à ceux du tableau suivant, résumant des observations faites sur des animaux tués dans leur état normal :

DATES	ESPÈCE	GENRE DE MORT	DURÉE du dévelop- pement de la rigidité.	DURÉE de l'état de rigidité.
24 juin 1894...	Chat.	Section du bulbe.....	2 h. 40	41 jours.
8 juill. — ...	—	—	3 h. 1/2	9 —
41 janv. 1895...	—	Tué par le gaz d'éclairage.	Id.	17 —
12 févr. — ...	—	—	3 h.	15 —
2 août 1894...	—	Section du bulbe.....	3 h. 25	17 —
17 déc. — ...	Chien.	—	4 h. 20	23 —
29 nov. — ...	—	Hémorragie.....	3 h. 1/4	18 —

Ainsi, nous voyons l'inanition avoir la même action que le travail sur la durée de la rigidité et sur la rapidité de son développement. La rigidité des animaux morts d'inanition est beaucoup moins intense que celle des animaux tués dans leur état normal et la rétraction des muscles est moins considérable.

D'autre part, Brown-Séquard a montré que si, chez un animal, on fait cesser la rigidité, on constate le lendemain qu'elle a réapparu. Ce fait est exact, tout au moins dans les premiers jours de la rigidité ; chez les animaux morts d'inanition, je n'ai jamais vu cette réapparition se produire.

En résumé, nous arrivons à un résultat analogue (apparition rapide et courte durée de l'état de rigidité) par deux procédés différents : travail et inanition. Je me suis demandé si ces deux causes n'agissent pas sur le muscle de la même manière, en le privant de certaines substances propres à entretenir la vie, ou à fournir du travail ; je veux parler des hydrocarbonés du muscle, graisse et glycogène. Suivant cette hypothèse, la rigidité durerait d'autant moins que le muscle contiendrait moins de glycogène, c'est-à-dire que cette substance devrait diminuer dans les muscles après la mort. Si, d'autre part, l'état de rigidité est un état de contraction, un état d'activité du muscle, cette diminution du glycogène doit sûrement être observée, d'après ce que nous savons actuellement à ce sujet relativement aux muscles encore excitables. C'est ce qui m'a amené à faire le dosage de la matière glycogène dans les muscles rigides.

Dosage de la matière glycogène dans les muscles rigides. — D'après Nasse (1), le glycogène disparaît rapidement des muscles après la mort. Ce physiologiste n'en retrouve plus que 25 p. 100 après la mort. Au contraire, d'après Bœhm (2), les muscles rigides contiennent autant de glycogène que les muscles frais ; cet auteur dit que, toutes les fois qu'on a observé une diminution, il y a eu des phénomènes de putréfaction dans les muscles.

D'après A. Gautier (3) le glycogène disparaît totalement des muscles conservés à l'abri de la putréfaction. Cet auteur se sert dans ses expériences de viande de bœuf extraite sans aucune précaution d'asepsie ; cette viande, refroidie pendant son transport au laboratoire, est plongée dans une solution d'acide cyanhydrique à 0,5 p. 100, « destinée à enlever les microbes superficiels ». Je crois cette immersion dans une solution d'acide cyanhydrique tout à fait insuffisante pour empêcher une putréfaction. Du reste, les raisons suivantes montreront que, dans les expériences de M. A. Gautier, il y a eu des phénomènes de putréfaction. En effet, il trouve dans les gaz dégagés par le muscle, de l'azote et de l'hydrogène. Or, ces gaz ne se produisent que dans des muscles putréfiés ; un muscle totalement exempt de microbes ne dégage jamais que de l'acide carbonique ; du reste, le dégagement d'hydrogène observé par M. Gautier se produit à partir du troisième jour, moment où, en général, la putréfaction commence à se manifester nettement. On se demande pourquoi, si ce dégagement d'hydrogène caractérisait certains phénomènes de vie dans le muscle, il ne se produirait pas dès le premier jour (4).

(1) O. Nasse, *Arch. f. d. ges. Physiol.*, II, p. 97, 1869, et XIV, p. 473, 1877.

(2) Bœhm, *Ueber das Verhalten des Glycogens und der Milchsäure im Muskelfleisch.* (*Arch. de Pflüger*, t. XXIII, 1883.)

(3) A. Gautier, *Le fonctionnement anaérobie des tissus animaux.* (*Arch. de Phys.*, 1893.)

(4) J'ai démontré, du reste, par des expériences communiquées au récent congrès scientifique de Bordeaux (1895), que les muscles ne dégagent jamais ni azote ni hydrogène lorsqu'ils sont mis à l'abri des germes de l'air.

Dans mes expériences, je me suis placé dans des conditions où la putréfaction ne peut pas se produire, et en laissant les muscles dans la situation qui est la plus favorable à la disparition du glycogène, si celle-ci doit se produire ; c'est-à-dire en laissant les muscles dans le corps de l'animal et les retirant au moment de s'en servir. Je montrerai en effet, plus loin, que tant qu'un muscle est rigide, il ne contient pas de microbes. Voici le procédé que j'ai employé pour mes dosages de glycogène :

Les muscles extraits du corps sont aussitôt hachés en très fins morceaux et soumis à l'ébullition avec de l'eau distillée, puis exprimés à la presse. On fait rapidement sécher le résidu à l'étuve, puis on le réduit en poudre fine. Cette poudre est de nouveau épuisée par l'eau bouillante, puis exprimée. Les extraits réunis sont additionnés de salive et de 2 p. 100 d'acide cyanhydrique, puis portés pendant six heures à l'étuve à 30°. Ensuite on chasse l'acide cyanhydrique, on additionne le bouillon de sulfate de soude et d'acide acétique, et on porte le tout à l'ébullition. On filtre, et dans la liqueur ainsi obtenue on dose la glycose par la liqueur de Fehling. Voici les résultats obtenus dans plusieurs expériences (1) :

ESPÈCE		GLYCOGÈNE pour 100 gr. de muscle.
Chat.....	Aussitôt après la mort.....	0gr,33
	2 jours —	0gr,34
Chat.....	Aussitôt après la mort.....	0gr,62
	2 jours —	0gr,64
Chat.....	Aussitôt après la mort.....	0gr,42
	2 jours —	0gr,41
Chat.....	Aussitôt après la mort.....	0gr,44
	2 jours —	0gr,45
Chien.....	Aussitôt après la mort.....	0gr,31
	3 jours —	0gr,30
Chat.....	Aussitôt après la mort.....	0gr,36
	4 jours —	0gr,36

(1) Le dosage est fait sur un muscle aussitôt après la mort de l'animal, puis il est répété, plusieurs jours après, sur le muscle similaire de l'autre membre.

Ainsi donc, la quantité de glycogène reste invariable dans les muscles après la mort. Ce fait rend fort invraisemblable l'hypothèse d'après laquelle le muscle rigide serait un muscle en état d'activité.

Mouvements spontanés d'élongation et de raccourcissement des muscles rigides. — Dans plusieurs mémoires cités au commencement de ce chapitre, Brown-Séquard a décrit dans les muscles rigides des mouvements spontanés d'élongation et de raccourcissement qui, d'après lui, seraient des modifications actives des muscles et seraient des indices de persistance de la vie. On verra, dans le paragraphe suivant, que, chez les animaux morts d'inanition, la rigidité disparaît dans les muscles avant que la putréfaction y ait fait son apparition. Ce fait m'a conduit à penser que, si l'on empêchait la putréfaction de se produire dans un muscle, on verrait la rigidité cesser au bout d'un certain temps dans ce dernier. J'ai fait dans ce but des expériences qui m'ont amené à certaines considérations sur les mouvements spontanés d'élongation et de raccourcissement.

Voici la description de l'une des expériences en question :

EXPÉRIENCE. — Un muscle de l'avant-bras du chat, le grand palmaire, est extrait aseptiquement, puis suspendu dans un tube stérilisé A (fig. 15) fermé par deux bouchons de caoutchouc B et C. Le bouchon B est traversé par un tube de verre D effilé à son extrémité et portant un anneau de cuivre E auquel est soudée une tige en argent F recourbée en crochet. Dans l'intérieur du tube D est placée une mèche de coton dont une portion est tassée à la partie inférieure du tube pour empêcher l'écoulement trop rapide de l'eau placée dans l'intérieur de ce dernier. Un autre tube H empêche la pénétration des germes de l'air dans l'eau placée en J. Le muscle suspendu, au crochet F, est relié à un fil métallique très fin K, passant dans l'intérieur du tube T, et qui est en relation lui-même avec un levier multiplicateur I, coudé à angle droit. Ce levier, en relation avec le myographe M, est soudé à un axe horizontal Q, très mobile sur les 2 pièces L et P, fixées à la planchette N. Les mouvements du muscle sont ins-

crits sur un cylindre faisant un tour en 8 jours. On adapte au tube T un tampon de coton R solidement fixé et à travers lequel passe le fil K sans être gêné dans ses mouvements.

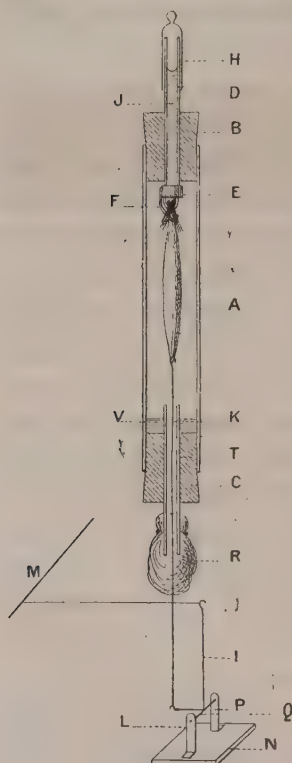


Fig. 15.

Tout l'appareil ainsi constitué est stérilisé avant l'expérience, le tube A étant fermé par les 2 bouchons B et C. Le muscle étant extrait aseptiquement est ensuite rapidement fixé au crochet F et au fil K, puis le tube D rempli d'eau salée stérilisée à 7,5 p. 1000; de l'eau est mise à la partie inférieure du tube A, en V; les fils de la mèche de coton viennent s'appliquer à la partie supérieure du muscle et le maintiennent constamment humide. En outre, l'eau placée en V sature continuellement d'humidité l'atmosphère du muscle. Par ce procédé, j'ai pu conserver des muscles pendant plusieurs mois sans qu'ils présentent de traces de putréfaction ou de dessiccation. Sur ces muscles, j'ai enregistré des mouvements spontanés d'élongation et de raccourcissement plusieurs mois après leur extraction du corps. Le tracé qui suit (fig. 16) a été pris à partir du

soixante-douzième jour d'expérience.

J'ai reconnu que ces mouvements sont uniquement dus à des

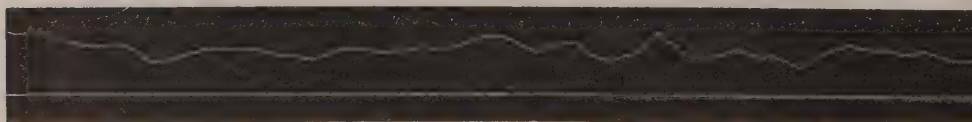


Fig. 16.

modifications hygrométriques de l'air environnant le muscle, bien que cet air paraisse constamment saturé de vapeur d'eau. Je n'ai réussi à supprimer ces mouvements qu'en déterminant à la sur-

face du muscle un écoulement d'eau très lent, mais continu ; ils réapparaissent aussitôt que l'écoulement cesse et qu'on se contente de maintenir le muscle humide. Le tracé suivant (fig. 17) montre le fait avec toute netteté.



Fig. 17. — Mouvements d'élongation et le raccourcissement d'un muscle extrait du corps, et mis dans une atmosphère saturée d'humidité. — En AB, CD, EF, GH, un courant d'eau, extrêmement lent, coule à la surface du muscle. Dans les autres parties, le muscle est simplement en contact avec l'air saturé d'humidité.

En somme, le muscle est un corps extrêmement sensible aux variations hygrométriques ; aussi, bien que Brown-Séquard ait prétendu le contraire, il faut se demander si les courbes qu'a obtenues ce physiologiste ne sont pas dues simplement à cette cause.

Je dirai en terminant que je n'ai pas atteint le but que je me proposais dans ces expériences. Les muscles ont toujours paru rester continuellement en rigidité dans mon appareil. Mais la disparition de la rigidité est peut-être masquée par les mouvements décrits plus haut, et il est nécessaire que ces expériences soient reprises en évitant toute modification hygrométrique dans l'appareil. C'est un résultat que je n'ai encore pas pu obtenir.

Cause de la disparition de la rigidité cadavérique. — Il est admis que la putréfaction est la cause de la disparition de la rigidité. J'ai voulu voir si des muscles étant mis dans des conditions défavorables à la putréfaction, ils ne cesseraient pas d'être rigides avant que les microbes y aient fait leur apparition. Pour ces recherches, je me suis servi d'animaux morts d'inanition ou tués après une inanition prolongée. J'ai pensé que, chez ces animaux où la rigidité est toujours de courte durée, j'avais plus de chances d'observer le fait que je cherchais. Les animaux étaient placés dans un lieu très frais (glacière du laboratoire) aussitôt après la mort.

Chaque jour, avant et après la disparition de la rigidité, je faisais des cultures dans du bouillon, de fragments des muscles de l'animal, jusqu'au moment où ces cultures se développaient. Par ce procédé et chez les animaux placés dans de telles conditions, j'ai vu :

1° Qu'il n'y a jamais de microbes dans les muscles rigides (chez un animal qui n'est pas mort de maladie infectieuse);

2° Qu'il n'y a jamais de microbes dans les muscles au moment où la rigidité disparaît, et qu'il s'écoule un certain temps, souvent fort long, entre la disparition de la rigidité et la pullulation microbienne.

Ces faits sont mis en évidence par les expériences suivantes :

EXPÉRIENCE I. 30 mai 1894. — Chien en inanition depuis 21 jours; on le tue à 9 h. par inhalations de chloroforme. Il est totalement rigide à 11 h. 1/2. La rigidité dure environ 72 h. et disparaît le 2 juin à 10 h. du matin. Les microbes ont fait leur apparition dans les muscles le 4 juin, c'est-à-dire environ 48 h. après la disparition de la rigidité.

EXPÉRIENCE II. 25 juin 1894. — Chat mort à 8 h. du matin après 56 jours d'inanition; rigidité complète à 9 h., disparue le 26 juin à 5 h. du soir. Les cultures des muscles n'y ont décelé la présence de microbes qu'à partir du 29 juin à 5 h. du soir, c'est-à-dire 3 jours après la disparition de la rigidité.

EXPÉRIENCE III. 24 juin 1894. — Chat en inanition depuis 24 jours, tué à 9 h. par le gaz d'éclairage; il est complètement rigide à dix heures; la rigidité cesse à 6 h. du soir. Les microbes font leur apparition dans les muscles le 28 juin, à 6 h., c'est-à-dire environ 4 jours après la disparition de la rigidité.

EXPÉRIENCE IV. 21 juin 1894. — Chien en inanition depuis 38 jours, tué à 10 h. par section du bulbe. La rigidité est complète à midi et cesse à 5 h. Les cultures des muscles restent stériles jusqu'au 25 juin, 4 jours après la disparition de la rigidité.

EXPÉRIENCE V. 16 juillet 1894. — Chat en inanition depuis 35 jours; mort pendant la nuit, du 15 au 16 juillet. La rigidité constatée à 8 h. remontait à plusieurs heures; elle a cessé le

17 juillet à 6 h. du soir; je n'ai trouvé des microbes dans les muscles qu'à partir du 24 juillet, c'est-à-dire 5 jours après.

Ainsi, d'après ces expériences, le muscle peut cesser d'être rigide sans que la putréfaction intervienne. Je ne prétends pas qu'on ne puisse jamais trouver de microbes dans les muscles pendant la rigidité, mais le fait que j'ai constaté me permet de conclure que la putréfaction, quand même elle existe, n'est pas la véritable cause qui fait cesser la rigidité. Cette cause réside dans le muscle lui-même et non dans une cause extérieure.

On a dit aussi que la rigidité cesse par dissolution des albuminoïdes par les acides formés dans le muscle.

Je dirai d'abord qu'il n'y a pas d'acide libre dans le muscle, ou qu'il n'y en a qu'une si faible quantité (acide lactique) qu'elle est négligeable au point de vue qui nous occupe.

Je dirai d'autre part que les expériences que je viens de décrire montrent aussi que les acides ne jouent aucun rôle dans la disparition de la rigidité. On sait, en effet, que les muscles des animaux soumis à l'inanition restent alcalins après la mort (Cl. Bernard); la rigidité a donc cessé, dans mes expériences, sans que la putréfaction ou un acide interviennent.

Action du système nerveux sur la rigidité cadavérique. — Plusieurs auteurs ont cherché à démontrer que le système nerveux exerce une influence sur la durée du développement de la rigidité. Les premières recherches dans ce sens furent faites par Munk (1), qui conclut de ses expériences qu'un muscle dont le nerf a été coupé près de sa terminaison, conserve plus longtemps son excitabilité et se rigidifie plus tard qu'un muscle dont une longue portion de nerf a été conservée; ces conclusions ont été infirmées par Hermann et ses élèves (2), Bleuler et Karl Lehmann.

(1) Munk, *Ueber die Abhängigkeit des Absterbens der Muskeln von der Länge ihrer Nerven.* (Arch. f. Physiol., 1880.)

(2) Bleuler et Karl Lehmann, *Pflüger's Archiv.*, 1878.

Je n'ai pas répété ces recherches sur la grenouille comme les auteurs précédents, car j'ai vu qu'elles ne peuvent avoir aucune signification. En effet, dans les nombreuses expériences que j'ai faites sur la rigidité des muscles de la grenouille, j'ai presque toujours remarqué que, dans les muscles intacts, la rigidité apparaît plus tôt d'un côté du corps que de l'autre.

La question a été reprise par Eiselberg (1) sur les mammifères et les oiseaux; il confirme les expériences de Munk, et dit qu'un muscle se rigidifie plus tard lorsque son nerf a été coupé.

J'ai répété ces expériences. Sur un grand nombre de chiens, j'ai sectionné la totalité du plexus brachial, immédiatement après la mort. Je n'ai jamais pu constater la moindre différence entre la rigidité des deux membres. Du reste, on ne voit guère l'influence que pourrait avoir la section du nerf sur le muscle, si l'on se rappelle que la tonicité de la moelle disparaît, chez les mammifères, une à deux minutes après le dernier battement du cœur. En face de cette mort rapide des centres nerveux, il est impossible d'admettre que la section ou l'intégrité du nerf, chez les mammifères du moins, puisse avoir une action quelconque sur la rigidité.

D'autres auteurs, Max Bierfreund (2), Gendre (3), ont dit que le système nerveux central exerce une influence sur la durée du développement de la rigidité. Je répéterai que ces faits ne sont pas plus admissibles que les précédents. Certaines expériences, comme celles de Bierfreund, qui ont été faites sur l'animal encore vivant, n'ont pas la signification que leur auteur leur a attribuée. Les différences observées résultent d'une modification apportée dans le muscle, pendant la vie, sous l'influence d'une section ou hémisection de

(1) Eiselberg, *Zur Lehre der Todtenstarre*. (Pflüger's Arch., t. XXIV.)

(2) Max Bierfreund, *Untersuchungen über die Todtenstarre*. (Pflüger's Arch. t. XLIII, p. 195.)

(3) A. Gendre, *Ueber den Einfluss der Centralnervensystems auf die Todtenstarre*. (Pflüger's Archiv., t. XXXV, 1884.)

la moelle. Pour qu'une expérience de cette nature soit concluante, il est indispensable de la faire après la mort. Or, la section ou hémisection de la moelle, faite après la mort, n'a aucune action sur la rigidité des membres, et ne peut en avoir aucune, pour les raisons que j'ai données plus haut. C'est du moins le résultat de mes expériences.

CONCLUSIONS DU CHAPITRE II. — De l'ensemble des faits exposés dans ce chapitre, je tirerai les conclusions suivantes :

1° La rigidité cadavérique est un phénomène général ; elle survient aussi bien chez le fœtus que chez l'adulte ;

2° La rétraction des muscles commence immédiatement après la mort ;

3° La matière glycogène n'est pas utilisée par les muscles rigides ;

4° L'inanition, comme le travail poussé à la fatigue, accélère l'apparition de la rigidité et en diminue la durée ; mais tandis que cette dernière est souvent plus considérable qu'à l'ordinaire chez les animaux fatigués, elle devient beaucoup plus faible chez les animaux morts d'inanition ;

5° La putréfaction n'est pas la cause qui fait cesser la rigidité cadavérique. Cette cause réside dans le muscle lui-même ;

6° Les mouvements d'élongation ou de raccourcissement spontanés des muscles rigides, observés par Brown-Séquard, sont peut-être dus à des phénomènes purement physiques et ne peuvent être considérés comme une manifestation vitale de ces muscles ; l'absence de toute diminution dans la proportion du glycogène des muscles est incompatible avec cette opinion aussi bien qu'avec celle qui fait de la rigidité cadavérique une contraction musculaire ;

7° Le système nerveux, central ou périphérique, n'exerce aucune action sur la durée du développement de la rigidité.

CHAPITRE III

ÉCHANGES GAZEUX DES MUSCLES EXTRAITS DU CORPS.

C'est Krimer le premier qui observa la production d'acide carbonique par les muscles isolés du corps (1); ce fait fut confirmé par Du Bois-Reymond (cité par Leibig). Les premiers travaux importants sur la question sont de Leibig (2) et de Valentin (3). Ces deux auteurs n'étudièrent les échanges gazeux des muscles qu'à l'état de repos. Matteucci le premier (4) montra que pendant le travail le muscle isolé du corps et placé dans l'air, dégage plus d'acide carbonique et absorbe plus d'oxygène qu'à l'état de repos. Toutes ces expériences sont enfin reprises par Hermann (5). Cet auteur accuse la putréfaction d'être la seule cause des échanges gazeux du muscle. Il conclut de ses recherches que l'oxygène n'exerce aucune action sur le muscle et que ce gaz est absorbé par les microbes qui se développent à sa surface. Il confirme l'exactitude des observations des auteurs précédemment cités, mais il leur donne une signification différente. Il confirme une hypothèse émise antérieurement par Du Bois-Reymond (6) : Si, pendant la contraction, la quantité d'oxygène absorbée augmente, c'est parce que le mouvement incessant du muscle met constamment sa surface en contact avec de nouvelles couches d'air. Danilewsky (7) donne plus tard une nouvelle confirmation de cette hypothèse.

(1) Krimer, *Physiologische Untersuchungen*. Leipzig, 1820.

(2) G. Liebig, *Ueber die Respiration der Muskeln*. (Arch. für Anat. und Phys., 1850.)

(3) Valentin, *Ueber die Wechselwirkung der Muskeln und der sie umgebende Atmosphäre*. (Arch. f. phys. Heilk., t. XIV, 1855.)

(4) Matteucci, *Recherches sur les phénomènes physiques et chimiques de la contraction musculaire*. (C. R., t. XLII, 1856.)

(5) Hermann, *Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln*. Berlin, 1867.

(6) Du Bois-Reymond, *De fibræ muscularis reactione*, etc. Berolini, 1859.

(7) Danilewsky, *Centralbl. f. med. Wiss.*, 1874, p. 721.

En somme, suivant l'opinion d'Hermann, tous les phénomènes d'échanges du muscle isolé du corps sont dus à la putréfaction, et si ce muscle était exempt de microbes, il n'absorberait pas d'oxygène.

D'après une expérience de P. Bert (1) les échanges gazeux du muscle deviendraient très faibles lorsqu'on empêche la putréfaction de se produire à sa surface. Voici cette expérience :

Il dispose 3 morceaux de viande de même grosseur dans 3 cloches, l'un normal et n'ayant subi aucune préparation, un autre agité au préalable dans une solution d'acide phénique et le troisième agité dans une solution de chloral. Il constate au bout de 16 jours la production d'une forte quantité de gaz par le premier muscle (l'air fait explosion en débouchant la cloche); les 2 autres n'ont dégagé que peu d'acide carbonique et absorbé peu d'oxygène.

J'objecterai à cette expérience que les substances antiseptiques employées tuent les muscles en même temps que les microbes, et qu'il devient impossible, par ce fait, d'en tirer une conclusion physiologique. Je montrerai du reste plus loin, mais par un procédé différent, qu'en l'absence de putréfaction, les échanges gazeux du muscle avec l'air sont loin d'être aussi faibles que l'indique P. Bert.

Pour terminer cette énumération de travaux, je citerai les expériences de M. Regnard (2), sur lesquelles je reviendrai à propos de l'action de la température sur les échanges gazeux des muscles.

.

Vu l'état de la question, il était nécessaire de la reprendre complètement dès l'origine, en évitant les causes d'erreur auxquelles les auteurs que je viens de citer ont été exposés. Il fallait en premier lieu éviter la putréfaction dans ce genre d'expérience, et déterminer le rôle qu'elle joue

(1) P. Bert, *La pression barométrique*, p. 881 et suiv.

(2) Regnard, *Rech. exp. sur les var. path. des combustions respiratoires*. Thèse, Paris, 1878.

dans les échanges gazeux des muscles avec l'air. D'autre part, ces recherches nécessitent la plus grande précision dans l'analyse des gaz. On verra plus loin qu'avec les méthodes

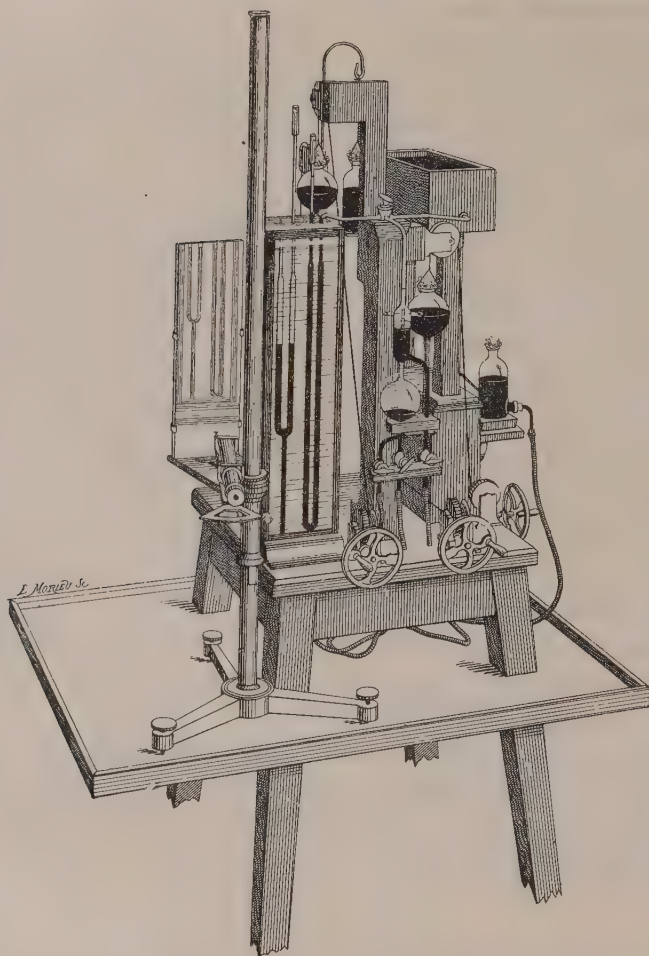


Fig. 18.

que j'ai employées, et avec les instruments que j'avais à ma disposition, j'ai obtenu toute l'exactitude désirable dans mes recherches. Certaines expériences ont été faites par deux méthodes se contrôlant mutuellement : analyse eudiométrique et dosage de l'acide carbonique en poids.

Avant de commencer l'exposé de ces expériences, je décrirai l'eudiomètre de précision de M. Chauveau, instrument avec lequel ont été faites toutes les analyses de gaz publiées dans ce travail. La figure 18 représente une vue générale de cet appareil.

Cet instrument est composé essentiellement des parties suivantes :

1° *Un tube mesureur* destiné à effectuer les mesures sur le gaz en expérience ;

2° *Un laboratoire* dans lequel s'effectue l'absorption de l'acide carbonique et la combinaison de l'oxygène à l'hydrogène par l'étincelle électrique ;

3° *Un tube d'aspiration*, destiné à amener le gaz à analyser dans le *mesureur* ;

4° *Un robinet à 3 voies* rectangulaires (en T) permettant de faire communiquer ensemble les 3 parties précédentes ;

5° *Un tube comparateur*, destiné à effectuer automatiquement les corrections de température et de pression ;

6° *Une lunette* servant à faire les lectures de volume sur les tubes gradués.

Mesureur. — C'est un tube en Y (fig. 19) dont une branche A est graduée

et reliée au robinet à 3 voies R. L'autre branche B s'ouvre librement à l'air. La partie C du tube est fixée sur la plaque D, puis reliée par un tube en caoutchouc au réservoir à mercure E, qui peut être élevé ou abaissé. Le calibre intérieur du tube est de 8 millimètres environ ; dans la

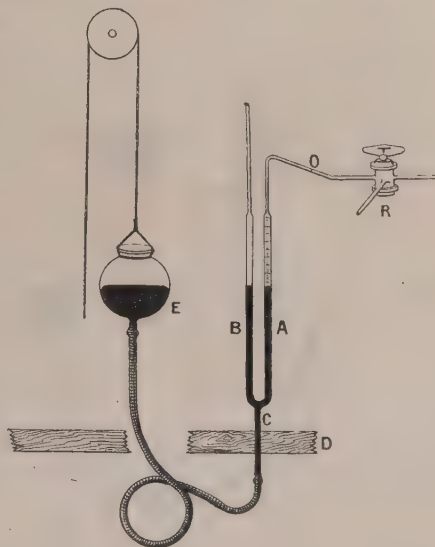


Fig. 19.

graduation, faite en demi-centimètres cubes, les plus petites divisions ont sensiblement entre elles un écartement de 1 millimètre, et représentent des vingtièmes de centimètre cube. Le 0 de la graduation correspond au trait de repère 0 (1).

Laboratoire. — Il est constitué par un réservoir A (fig. 20) en communication : d'une part avec le robinet B par le

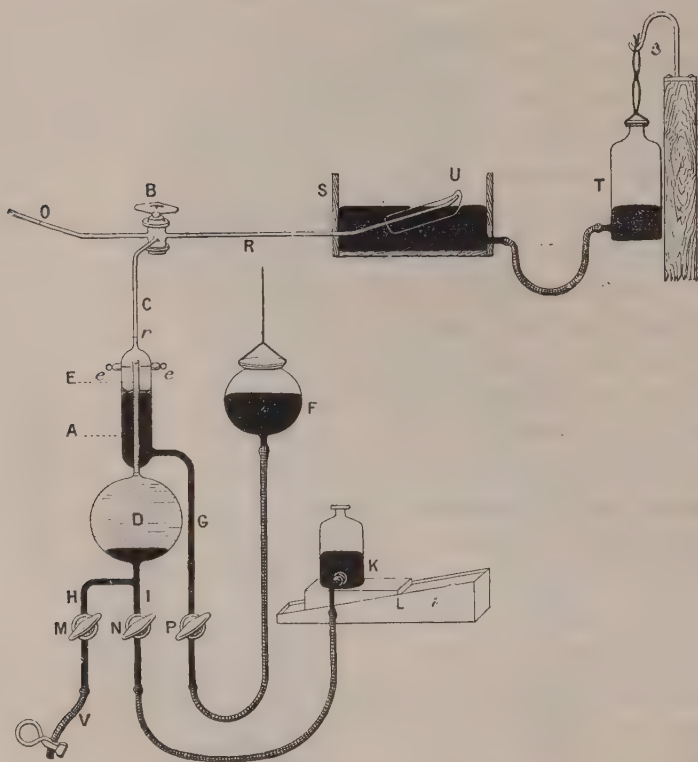


Fig. 20.

tube C; d'autre part par le tube E avec le réservoir D, rempli d'une solution de potasse; enfin en dernier lieu avec le réservoir mobile à mercure F, par le tube G. Le réservoir à potasse D porte à sa partie inférieure un tube bifurqué

(1) Le mesureur et le comparateur sont immergés dans une cuve à eau (voir fig. 18). Par ce moyen, on est sûr que les gaz contenus dans le mesureur et dans le comparateur sont à la même température.

dont une branche H sert à l'introduction de la potasse, et dont l'autre I communique avec le réservoir à mercure K mobile sur le plan incliné L. Les robinets M, N, P, servent à établir ou à interrompre les communications avec les différents réservoirs.

Le tube C porte à sa partie inférieure un trait de repère r . Sur les côtés du réservoir A sont appliquées deux pièces métalliques e, e , en relation avec des fils de platine pénétrant dans l'intérieur du réservoir, et destinés à la production de l'étincelle qui fera détoner le mélange d'oxygène et d'hydrogène.

Tube d'aspiration. — Ce tube (R, fig. 20), en relation avec le robinet à 3 voies B, se rend à la cuve à mercure S. Son extrémité libre amincie et recourbée permet l'extraction absolument complète du gaz contenu dans une cloche U de forme appropriée. La cuve à mercure S est en communication avec le réservoir T, qui peut être abaissé ou élevé, de manière à découvrir la pointe du tube aspirateur ou à l'immerger.

Comparateur. — C'est un tube en Y semblable à celui décrit précédemment (*mesureur*), mais dont une des branches A est fermée et dont l'autre B s'ouvre librement à l'air ; ce tube a exactement le même calibre intérieur que le mesureur, et la branche A porte une graduation analogue à celle décrite pour ce dernier (fig. 21).

Dans la branche A, on a enfermé un volume d'azote pur tel que, si la pression atmosphérique était de $0^m,760$ et la température 0° , le volume de ce gaz sec serait exactement de 5 centimètres cubes. Le volume occupé par cette masse gazeuse à un moment quelconque donne facilement la variation de

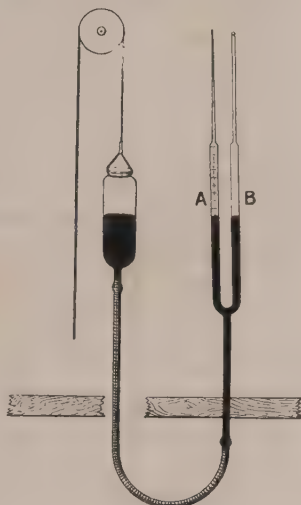


Fig. 21.

volume subie par les 5 centimètres cubes d'azote à la température et la pression actuelles. Les volumes du mesureur et du comparateur étant mesurés à la même température et à la pression atmosphérique, le volume du gaz analysé sera ramené à 0° et 0^m,760 par un calcul très simple. Si par exemple le volume lu au comparateur est de 5^{cc}, 4 et le volume lu au mesureur 12^{cc}, on ramènera ce dernier à 0° et 760 millimètres en effectuant le calcul suivant : $\frac{5 \times 12}{5,4}$.

La correction de tension de la vapeur d'eau est faite en même temps que les corrections de température et de pression, les gaz contenus soit dans le comparateur soit dans le mesureur étant toujours saturés de vapeur d'eau. Dans le comparateur, on a introduit en même temps que l'azote une très petite quantité d'eau qui comble l'espace angulaire compris entre la paroi de verre et le ménisque de mercure (fig. 22). La même opération est faite à chaque analyse pour le mesureur.

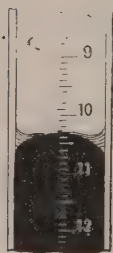


Fig. 22.

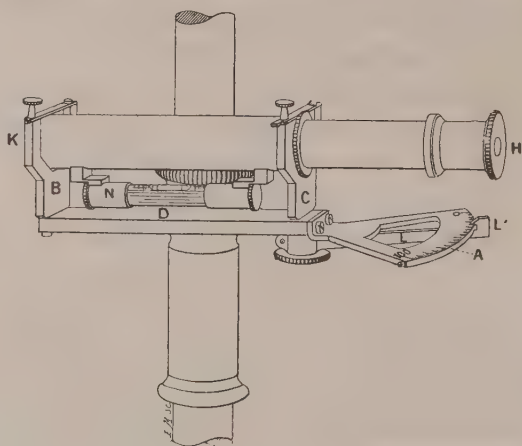


Fig. 23.

Lunette. — C'est une lunette ordinaire portant un niveau N (fig. 23). Elle est supportée par 2 pièces B et C appliquées sur la pièce D. Une vis E (fig. 24) fixée dans une pièce F qui permet de la manœuvrer, s'engage dans la pièce C sur laquelle

elle se visse. La pièce D servant de point d'appui à la pièce F, on voit qu'en faisant tourner cette dernière, on élèvera ou on abaissera C, et par suite l'extrémité H de la lunette, l'autre extrémité K restant à peu près immobile. En tournant, la vis entraîne avec elle la pièce L mobile sur un arc A, divisé en 100 parties (en pratique, c'est la partie L' qui, poussée par le doigt, fait mouvoir la vis E et déplace l'axe optique de la lunette dans un plan vertical). — Le tout est réglé de telle sorte que, le trait de repère tracé sur la partie L coïncidant avec le 0 de la graduation de l'arc, et l'axe

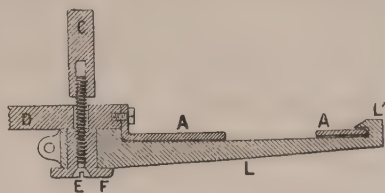


Fig. 24.

optique passant par un trait de graduation A (fig. 25) du comparateur ou du mesureur, cet axe vient exactement passer par le trait de graduation suivant, C, lorsqu'on amène L' de 0 à la division 100 (fig. 23). On comprend donc facilement que, le ménisque de mercure occupant la position intermédiaire B (fig. 25), si la partie L' (fig. 23) est déplacée de manière à amener l'axe optique de la lunette à passer par le sommet du ménisque, le chemin parcouru sur l'arc divisé indiquera la distance AB en unités égales à $\frac{AC}{100}$ (fig. 25). Or, dans la graduation du mesureur

et du comparateur, une division AC a la valeur de $\frac{1^{cc}}{20}$.

Donc une division de l'arc a une valeur de $\frac{1^{cc}}{2000}$. Ainsi, les divisions de cet arc indiquent des demi-millièmes de centimètre cube.

L'axe optique de la lunette est donné par 2 fils rectangulaires placés dans son intérieur, l'un horizontal, l'autre vertical; voici maintenant la manière d'effectuer les lectures : la lunette étant placée sur le côté gauche de l'eudiomètre (fig. 26) est dirigée vers un miroir E placé en arrière, et dans lequel se

reflètent les images du comparateur et du mesureur. Les graduations de ces tubes sont placées du côté du miroir, sur la face F. La lunette est d'abord mise horizontale à l'aide des vis A et B, puis elle est déplacée verticalement et l'axe optique amené le plus près possible du ménisque de mercure au niveau duquel on veut faire la lecture. Cela fait, en tournant légèrement la vis C, on amène facilement l'axe optique à coïncider avec le trait de graduation convenable (A, fig. 25) ; puis, par la manœuvre indiquée plus haut, on recherche la valeur de AB.

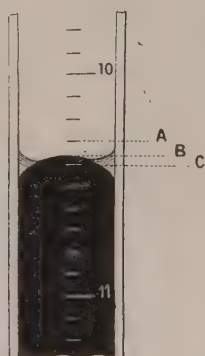


Fig. 25.

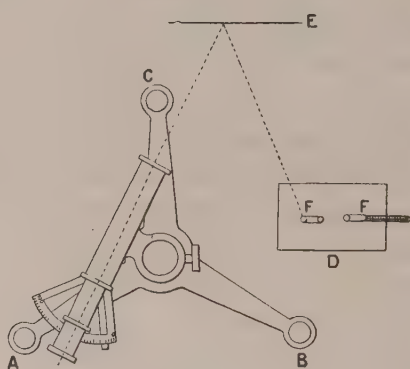


Fig. 26.

En déplaçant la vis C, on modifie quelque peu l'horizontalité de la lunette, mais d'une quantité si faible, qu'il est impossible d'en apprécier l'influence sur les lectures.

L'appareil nous étant connu, je vais décrire le manuel opératoire de l'analyse d'un mélange gazeux. Il faut en premier lieu mettre l'appareil en marche, ce qui consiste :

1° A remplir l'ampoule D d'une solution de potasse à 10 p. 100 (fig. 20).

2° A disposer une petite quantité de cette solution sur le mercure du réservoir A.

3° A remplir d'un gaz inerte et à la pression atmosphérique, l'espace compris entre le trait de repère r et le robinet B.

Ces opérations s'effectuent de la manière suivante : On

ajuste un tube de verre sur le tube de caoutchouc V, puis on le relève verticalement (1); on fait communiquer le réservoir A avec l'extérieur par le robinet B, puis on verse de la potasse par le tube de verre après avoir ouvert le robinet M : lorsqu'on juge que l'ampoule D en contient une quantité suffisante, on verse du mercure dans le tube, de manière à en remplir la branche H, et éviter le contact prolongé de la potasse avec le robinet M. Cela fait, on ouvre N et on fait glisser le réservoir K le long du plan incliné L jusqu'à ce que quelque peu de potasse ait pénétré dans le réservoir A. Il ne reste plus: 1° qu'à obtenir dans ce dernier un mélange d'air et d'hydrogène en proportions convenables, et à le faire détoner; 2° à élever le réservoir F jusqu'à ce que la potasse vienne affleurer au trait de repère *r*. Ces deux opérations sont décrites plus loin.

L'appareil est ainsi prêt à fonctionner; les 4 robinets M, N, P, B, sont fermés. Le robinet B est dans la position 2 (fig. 27).

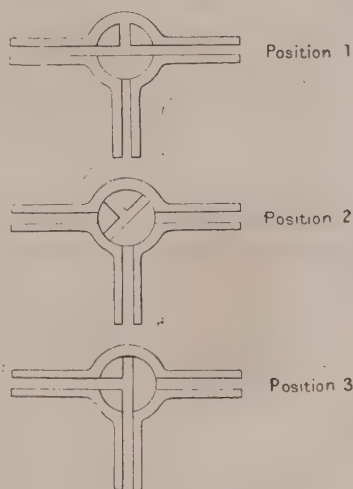


Fig. 27.

Voici les opérations successives que l'on a à effectuer dans une analyse :

1° Transvasement du gaz à analyser dans le mesureur.

2° Première mesure de volume.

3° Transvasement du gaz du mesureur dans le laboratoire pour l'absorption de l'acide carbonique.

4° Transvasement du gaz du laboratoire dans le mesureur.

5° Deuxième mesure de volume.

(1) On a au préalable fait arriver du mercure dans la branche I jusqu'au niveau de la bifurcation, puis on a fermé N et P.

6° Introduction dans le mesureur d'une certaine quantité d'hydrogène.

7° Mesure de ce volume d'hydrogène.

8° Passage de l'hydrogène dans le laboratoire.

9° Détonation.

10° Transvasement du résidu du laboratoire dans le mesureur.

11° Mesure du résidu.

Toutes ces opérations peuvent être ramenées à trois. Il suffit de décrire les manœuvres 1, 3 et 4 pour connaître la manière d'effectuer une analyse.

A. Introduction du gaz à analyser ou de l'hydrogène servant à l'analyse. — Je ne ferai que d'indiquer sommairement les opérations consécutives à effectuer :

Immerger la pointe du tube aspirateur.

Élever le réservoir du mesureur jusqu'au niveau du sommet du tube, le robinet R étant la position 1 (fig. 27).

Fermer ce robinet (position 2, fig. 27), lorsque le mercure sort par la pointe du tube aspirateur.

Placer sur ce dernier une cloche contenant le gaz à analyser, comme le montre la figure 21, puis découvrir la pointe du tube aspirateur en abaissant T.

Mettre le robinet B dans la position 1 et abaisser progressivement le réservoir du mesureur jusqu'à ce qu'on ait la quantité voulue de gaz ou la totalité du contenu de la cloche.

Laisser pénétrer, à la suite du gaz, le mercure dans le tube aspirateur jusqu'au robinet et fermer celui-ci (position 2).

Ouvrir doucement le robinet et manœuvrer en même temps le réservoir du mesureur de manière à faire arriver le mercure au trait de repère correspondant au 0 de la graduation du mesureur.

L'affleurement étant établi, mettre le robinet en position 2.

Mettre le gaz à la pression atmosphérique en manœuvrant le réservoir du mesureur et déterminant l'affleurement exact des sommets des deux ménisques, au fil horizontal de la lunette.

Lire le volume. Lire immédiatement après le volume du comparateur en ayant soin de répéter auparavant la manœuvre précédente.

B. *Transvasement du gaz du mesureur dans le laboratoire.* — Élever le réservoir du mesureur pour mettre le gaz en pression assez forte.

Ouvrir le robinet B (position 1) et le fermer (position 2) au moment où le mercure a rétrogradé jusque vers lui.

Mettre le robinet B dans la position 3.

Ouvrir le robinet P (fig. 20). Le gaz pénètre dans le laboratoire et le mercure s'abaisse dans celui-ci. On élève alors progressivement le réservoir du mesureur jusqu'à ce que le mercure arrive à la partie supérieure du tube.

Si l'on cherche à absorber l'acide carbonique, il faut déterminer la rentrée du gaz dans le mesureur, puis le chasser à nouveau dans le laboratoire. Cette manœuvre, répétée plusieurs fois, a pour but de bien mélanger le gaz contenu dans les tubes de communication, avec celui du laboratoire, et de déterminer ainsi une absorption complète de l'acide carbonique.

Si c'est l'hydrogène qu'on transvase dans le laboratoire, on le refoulera complètement dans celui-ci et on fera arriver le mercure jusqu'en *a* (fig. 28), à une petite distance du coude formé par le tube *b*.

On met ensuite le robinet B (fig. 20) en position 2 ; avant de faire passer l'étincelle, il faut ouvrir le robinet P et, par l'intermédiaire du réservoir F, mettre en dépression de quelques centimètres de mercure le gaz du laboratoire.

C. *Transvasement du gaz du laboratoire dans le mesureur.* — L'absorption de l'acide carbonique ou l'explosion ayant eu lieu, on abaisse le réservoir du mesureur, et on élève celui

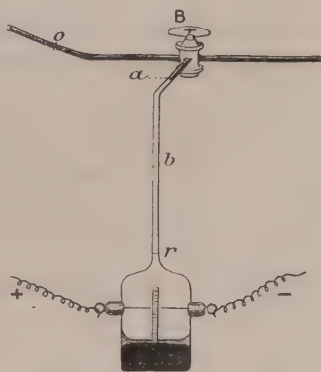


Fig. 28.

du laboratoire (F, fig. 20. Le robinet P reste ouvert).

On met le robinet B en position 3. Le gaz passe dans le mesureur. On abaisse, rapidement d'abord, puis lentement, le réservoir de celui-ci jusqu'à ce que la potasse vienne affleurer au trait de repère *r* (fig. 20); à ce moment, on ferme le robinet P; le robinet B restant ouvert, on amène le gaz à la pression atmosphérique dans le mesureur, puis on amène le robinet B à la position 2 d'abord, puis à la position 1, pour laisser pénétrer le mercure jusqu'au trait de repère 0, et enfin à la position définitive 2. On rétablit la pression atmosphérique dans le mesureur et on fait la lecture.

D. Opérations complémentaires, après chaque analyse effectuée et avant chaque analyse à effectuer. — Après chaque analyse, il faut procéder au renouvellement de la potasse.

L'analyse étant terminée et l'appareil étant dans le même état qu'à la fin de la série d'opérations C, on abaisse le réservoir F.

On ouvre les robinets N et P (fig. 20). La potasse de l'ampoule D arrive dans le laboratoire et le remplit, en se mélangeant à celle de l'analyse précédente. Quand elle arrive au bas du réservoir A, on élève F, la potasse rentre dans l'ampoule D; quand le mercure arrive au niveau de la pointe du tube intérieur du laboratoire, on ferme P.

Si l'on juge qu'il reste encore trop de potasse, on fait arriver doucement le gaz du mesureur (résidu de l'analyse précédente) dans le laboratoire, en laissant fermé le robinet P, et N ouvert. Une nouvelle quantité de potasse rentre dans l'ampoule D. On ferme N quand on juge convenable la quantité de potasse restante.

Après chaque analyse, et ces dernières opérations étant terminées, il faut ramener l'affleurement de la potasse au trait *r* (fig. 20), si l'analyse suivante doit être faite de suite.

S'il doit s'écouler un temps plus long jusqu'à la prochaine analyse, le résidu est partagé entre le mesureur et le laboratoire, et mis à la pression atmosphérique.

Indications complémentaires. — Il est nécessaire d'employer

une solution de potasse dont la concentration ne dépasse pas la proportion de 10 p. 100, afin d'avoir une solution qui sature le gaz d'humidité.

Pour contenir les gaz à analyser, il est bon d'employer des cloches analogues à celle de la figure 20 ; leur extrémité recourbée et amincie permet facilement, par une adaptation parfaite sur l'extrémité du tube aspirateur, d'extraire la totalité de leur contenu.

Il est nécessaire de déterminer, par plusieurs analyses de l'air, la valeur de l'hydrogène employé.

En présence des faits exposés en tête de ce chapitre, il était nécessaire de reprendre complètement l'étude de la question, en évitant certaines causes d'erreur dont Hermann, seul, s'était préoccupé jusqu'ici. Je veux parler de la putréfaction en premier lieu. Les premières expériences que j'ai faites ont eu pour but de rechercher l'influence qu'elle exerce sur les échanges gazeux des muscles, ou plutôt d'étudier les perturbations qu'elle amène dans l'observation de ces échanges. J'ai établi ainsi un certain nombre de faits qui ont servi de base à tout ce travail et à la suite desquels j'ai étudié les points suivants :

1° L'absorption de l'oxygène par le muscle est-elle un phénomène vital ?

2° Quelle est la signification du dégagement d'acide carbonique ?

3° Quelles sont les sources de l'acide carbonique produit par le muscle isolé du corps ?

4° Y a-t-il un phénomène de respiration dans le muscle placé dans l'air ?

5° Que deviennent les échanges gazeux d'un muscle pendant les jours qui suivent son extraction ?

6° Influence du travail musculaire et des variations de température sur ce phénomène de respiration.

7° Action comparée de l'oxygène et des gaz inertes sur l'excitabilité musculaire.

Je ferai successivement l'exposé méthodique de ces différentes questions.

INFLUENCE DE LA PUTRÉFACTION SUR LES ÉCHANGES GAZEUX DES MUSCLES ISOLÉS DU CORPS.

La putréfaction qui se fait à la surface des muscles isolés du corps est-elle la cause de leurs échanges gazeux avec l'air? En d'autres termes, un muscle absorberait-il de l'oxygène et dégagerait-il de l'acide carbonique s'il était exempt de microbes? Pour résoudre cette question, j'ai extrait aseptiquement des muscles du corps d'un animal et je les ai disposés dans un appareil stérilisé permettant de faire l'analyse des gaz environnant les muscles. Cette expérience servant de base à ce travail, je l'ai faite par deux méthodes se contrôlant mutuellement : dosage de l'acide carbonique en poids, et analyse eudiométrique.

Dosage de l'acide carbonique en poids. — On extrait asep-



Fig. 29.

tiquement un muscle du corps (1), et on le dispose sur un châssis en argent (2) (fig. 30). Ce dernier est introduit dans un flacon stérilisé A (fig. 31) portant deux bouchons à l'émeri (B, C) munis chacun d'une tubulure G, F dans laquelle s'engage

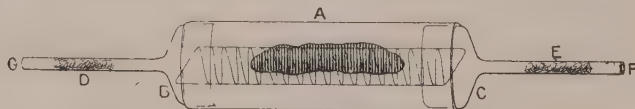


Fig. 30.

un tampon de coton stérilisé D, E. Ces bouchons per-

(1) L'opération est faite avec de grandes précautions et surtout très rapidement. Le châssis en argent est enfermé dans une boîte stérilisée dont le couvercle est soulevé pour y poser le muscle. Le châssis est ensuite introduit dans le flacon stérilisé, et on dépose quelques gouttes d'eau salée stérilisée à la surface du muscle.

(2) J'ai employé un châssis en argent pour éviter l'oxydation qui se produirait avec le fer ou le cuivre. Il offre en outre l'avantage de déceler l'acide sulfhydrique et d'indiquer si le muscle se putréfie. Il est muni d'un lacs de fils fins qui supportent le muscle.

mettent d'introduire dans le flacon le châssis portant le muscle. Cela fait, les bouchons sont lutés extérieurement avec du suif ; puis on produit à l'aide d'une trompe un courant d'air rapide dans l'appareil. L'air qui arrive par la tubulure C a déjà passé :

1° Dans des tubes en U contenant des fragments de potasse ;

2° Dans un flacon témoin à eau de baryte (1).

A sa sortie du flacon par la tubulure B, cet air passe :

1° Sur une série de tubes à acide sulfurique où il se dessèche ;

2° Sur un tube témoin (tube en U) à robinets, contenant des fragments de verre imbibés d'acide sulfurique ;

3° Sur deux tubes à robinets contenant des pastilles de potasse ;

4° Sur un tube en U à robinets contenant des fragments de verre et de l'acide sulfurique ;

5° Dans un barboteur contenant de l'acide sulfurique pour empêcher le reflux de la vapeur d'eau dans le dernier tube ;

6° Dans un flacon témoin à eau de baryte.

Les tubes à acide sulfurique et à potasse sont soigneusement essuyés avec un linge fin et sec et tarés à un dixième de milligramme près avant chaque expérience, puis intercalés dans l'appareil et pesés aussitôt l'expérience terminée.

Avant chaque expérience, l'appareil est purgé complètement, à l'aide d'un fort courant d'air, de tout l'acide carbonique qu'il contient.

EXPÉRIENCE I. 20 juillet 1894. — Un chat est tué par section du bulbe (2). Aussitôt après la mort, on extrait aseptiquement un faisceau de muscles de la cuisse, et on les dispose dans l'appareil. On pèse chaque jour la quantité d'acide carbonique dégagée par le muscle pendant 6 h. ; on répète l'expérience jusqu'à ce

(1) Ce barboteur est séparé du flacon contenant le muscle, par un barboteur à acide sulfurique, afin d'empêcher le reflux, sur l'eau de baryte, de l'acide carbonique dégagé par le muscle.

(2) La difficulté d'obtenir des muscles de batraciens aseptiques m'a contraint de m'adresser aux muscles des mammifères.

qu'on ne trouve plus que de faibles quantités d'acide carbonique. Voici les résultats (1) :

DATES	POIDS de CO ² trouvé.	VOLUME correspondant à 0° et 0 ^m ,760.	TEMPÉRATURE pendant l'expérience.
20 juillet.....	0 ^{gr} ,0094	4 ^{cc} ,75	19°,2
21 —	0 ^{gr} ,0052	2 ^{cc} ,63	20°,8
22 —	0 ^{gr} ,0038	1 ^{cc} ,92	21°
23 —	0 ^{gr} ,0034	1 ^{cc} ,72	20°,5
24 —	0 ^{gr} ,0029	1 ^{cc} ,47	21°,5
25 —	0 ^{gr} ,002	1 ^{cc} ,01	21°
26 —	0 ^{gr} ,0013	0 ^{cc} ,67	20°,4
27 —	0 ^{gr} ,0007	0 ^{cc} ,35	20°,8

Ainsi, un muscle extrait aseptiquement du corps dégage donc des quantités décroissantes d'acide carbonique pendant les jours qui suivent son extraction. C'est là un résultat exactement opposé à celui obtenu par Valentin (2). Si je répète mon expérience en me mettant dans les mêmes conditions que ce physiologiste, j'obtiens le même résultat que lui, croissance progressive de la quantité d'acide carbonique dégagée, ainsi que le montre le tableau suivant :

DATES	POIDS de CO ² trouvé.	VOLUME correspondant à 0° et 0 ^m ,760.	TEMPÉRATURE pendant l'expérience.
22 avril.....	0 ^{gr} ,0067	3 ^{cc} ,4	18°,2
23 —	0 ^{gr} ,0105	5 ^{cc} ,33	18°
24 —	0 ^{gr} ,0119	6 ^{cc} ,05	17°,5
25 —	0 ^{gr} ,0213	10 ^{cc} ,82	18°,4
26 —	0 ^{gr} ,0319	16 ^{cc} ,21	17°,2
27 —	0 ^{gr} ,0333	16 ^{cc} ,92	18°,6

La représentation graphique de ces résultats (fig. 32)

(1) L'expérience est faite dans une salle dont la température varie peu, comme le montrent les tracés de température publiés à la fin de ce chapitre.

(2) Valentin, *Ueber die Wechselwirkung der Muskeln und der sie umgebende Atmosphäre* (Arch. f. phys. Heil., t. XIV, 1855).

montre si nettement l'influence de la putréfaction qu'il est inutile d'insister plus longtemps sur ces faits.

Dosage par la méthode eudiométrique des gaz absorbés ou dégagés par le muscle placé dans l'air.

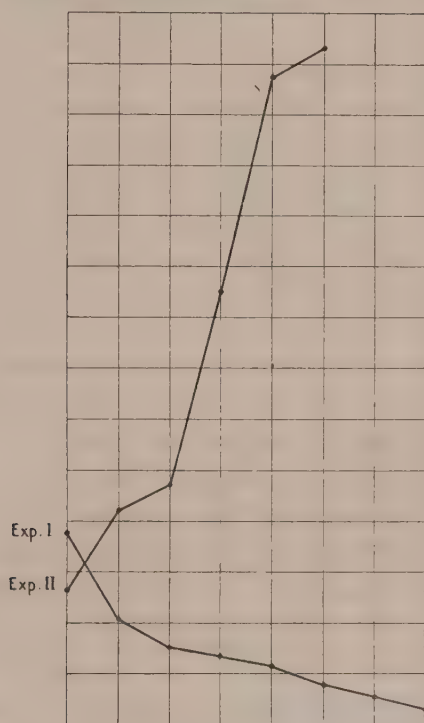


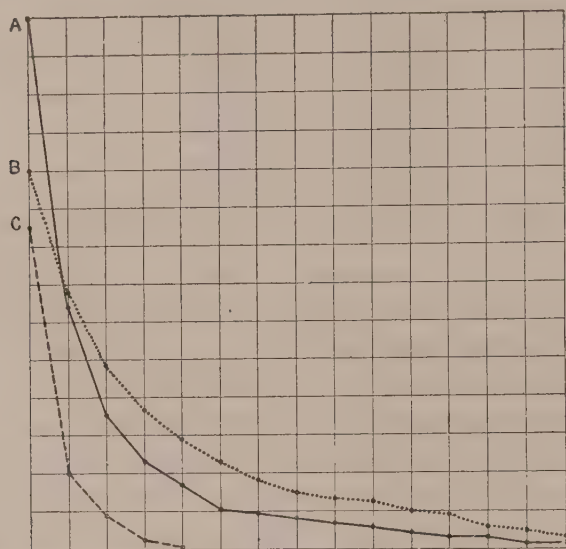
Fig. 31.

EXPÉRIENCE II. — Dans cette expérience comme dans la précédente, j'ai extrait un muscle du chat aseptiquement et je l'ai disposé dans un flacon stérilisé ; puis j'ai analysé chaque jour les gaz en contact avec le muscle ; je ne décrirai pas plus longuement ici cette expérience, ni l'appareil qui a servi à la réaliser ; cet exposé est fait très en détail à la page 132. Je donnerai seulement ici une représentation graphique des résultats de l'expérience, les chiffres obtenus étant donnés à la page 143.

Cette courbe confirme les résultats de l'expérience précédente ; j'en tirerai les conclusions suivantes :

1° Un muscle extrait du corps absorbe de l'oxygène et dégage de l'acide carbonique, indépendamment de toute putréfaction.

2° La putréfaction qui se fait à la surface des muscles modifie complètement et dénature leurs phénomènes d'échanges avec l'air.



[Fig. 32. — A, courbe de l'acide carbonique dégagé; B, courbe de l'oxygène absorbé.

Ces deux faits étant connus, je passerai à l'étude de l'absorption d'oxygène et du dégagement d'acide carbonique par le muscle.

L'ABSORPTION D'OXYGÈNE PAR UN MUSCLE EXTRAIT DU CORPS
EST UN PHÉNOMÈNE VITAL.

A. Le muscle mort n'absorbe plus qu'une faible quantité d'oxygène.

J'ai fait une première série d'expériences en tuant les muscles par la chaleur. Des expériences de ce genre ont déjà été faites par Hermann, qui a conclu de ses recherches que le muscle tué par la chaleur absorbe de l'oxygène comme le muscle frais. Je ne ferai que citer les objections, fort justes

d'ailleurs, que fit P. Bert à ces expériences. Il reproche à Hermann d'avoir mis ses muscles dans une atmosphère qui n'était mesurée qu'à la fin de l'expérience, alors qu'elle avait varié de volume sous l'influence des échanges du muscle. Cette cause d'erreur a été supprimée dans mes recherches. Voici de quelle manière j'ai opéré :

On mesure rigoureusement un certain volume d'air que l'on introduit dans une cloche placée sur le mercure, dans un verre à expérience (fig. 33). On cuit une patte de grenouille pendant un certain temps dans de l'eau distillée portée à une température déterminée, puis on l'introduit sous le mercure et on la fait passer dans la cloche à gaz. On l'y laisse une heure et demie, après quoi on la retire à l'aide d'un crochet métallique introduit sous le mercure, puis on fait l'analyse de l'air. Il y a plusieurs causes d'erreur dans ces expériences : il faut éviter qu'il reste, sur les parois du verre à expérience, des bulles d'air qui pourraient se détacher et rentrer dans la cloche. Il faut avoir soin, d'autre part, avant d'introduire la patte dans cette dernière, de l'agiter sous le mercure afin d'en détacher les bulles d'air qui pourraient y être adhérentes et être entraînées avec elle. La même manœuvre doit être répétée en retirant la patte. Si l'on prend toutes ces précautions, on ne modifie pas sensiblement le volume de l'air de la cloche par les manœuvres employées. Les différences qu'on pourrait constater sont absolument négligeables vis-à-vis des résultats donnés par les expériences.

Les pattes des grenouilles sont toujours préparées de la même manière. La peau est enlevée, le train postérieur détaché, puis les pattes séparées au niveau du pubis ; on en détache ensuite le pied au niveau de l'articulation tarso-métatarsienne.

Certaines expériences ont été faites en comparant les

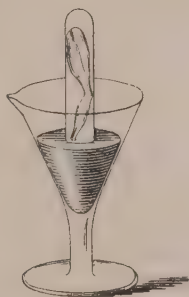


Fig. 33.

échanges gazeux des deux pattes de la même grenouille, l'une normale, l'autre cuite, ou toutes deux cuites à des températures différentes. Dans d'autres, j'ai comparé les échanges de pattes provenant de grenouilles différentes, mais de même taille (1).

EXPÉRIENCE I. 27 décembre 1894. — Les deux pattes d'une même grenouille sont préparées, l'une cuite à 70° et l'autre abandonnée à l'air pendant ce temps ; puis toutes deux, l'une fraîche et excitable, l'autre cuite, rigide et inexcitable, sont introduites sous le mercure dans deux cloches contenant deux volumes sensiblement égaux et connus d'air ; on les y laisse un heure et demie, puis on les retire et on analyse les gaz. Voici les résultats obtenus :

	VOLUME primitif de l'atmosphère à 6° et 760 ^{mm} .	VOLUME après l'expérience.	OXYGÈNE de l'atmosphère avant l'expérience.	OXYGÈNE après l'expérience.	OXYGÈNE ABSORBÉ.	ACIDE CARBONIQUE dégagé.
	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.
Patte normale. . . .	12,512	12,520	2,619	2,425	0,215	0,193
Patte cuite à 70°..	12,503	12,678	2,617	2,615	0,002	0,160

Ainsi, la patte cuite à 70° n'a absorbé que 0^{cc},002 d'oxygène, tandis que la patte fraîche en a absorbé 0^{cc},215.

EXPÉRIENCE II. 5 janvier 1895. — Une patte de grenouille est cuite pendant cinq minutes à 60° ; l'autre reste normale. Une patte d'une deuxième grenouille est cuite à 44° pendant 20 minutes ; les deux pattes cuites sont rigides et inexcitables, quand on les met dans les cloches. Durée de l'expérience : une heure et demie (2).

(1) Ces grenouilles capturées au même moment étaient restées constamment dans les mêmes conditions (dans le même bassin). Si l'on compare les échanges gazeux de deux pattes prises sur deux grenouilles de même taille, on voit qu'ils sont sensiblement les mêmes. Les faibles différences qu'il pourrait y avoir sont du reste de peu d'importance en face des résultats obtenus dans mes expériences.

(2) Tous les volumes donnés dans ce tableau, ainsi que tous ceux don-

	VOLUME PRIMITIF de l'atmosphère.	VOLUME après l'expérience.	OXYGÈNE avant l'expérience.	OXYGÈNE après l'expérience.	OXYGÈNE ABSORBÉ.	ACIDE CARBONIQUE dégagé.
	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.
Patte normale...	12,331	12,267	2,581	2,355	0,226	0,167
Patte cuite à 44°..	12,237	12,510	2,561	2,555	0,006	0,265
— à 60°..	12,321	12,554	2,579	2,570	0,009	0,195

Même résultat que dans l'expérience précédente : les pattes cuites n'ont absorbé que 0^{cc},006 et 0,009 d'oxygène, tandis que la patte fraîche en a absorbé 0^{cc},226.

EXPÉRIENCE III. — Les deux pattes de la même grenouille sont soumises, l'une à une température de 50° pendant 15 minutes, l'autre à 42° pendant 40 minutes. Toutes deux sont rigides et inexcitables quand on les met dans les cloches. L'expérience dure une heure et demie.

	VOLUME PRIMITIF de l'atmosphère.	VOLUME après l'expérience.	OXYGÈNE avant l'expérience.	OXYGÈNE après l'expérience.	OXYGÈNE ABSORBÉ.	ACIDE CARBONIQUE dégagé.
	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.
Patte cuite à 50°..	12,421	12,747	2,600	2,588	0,012	0,338
— à 42°..	12,386	12,680	2,592	2,566	0,026	0,313

On voit, d'après ces trois expériences, que les quantités d'oxygène absorbées par un muscle normal et par un muscle cuit sont entre elles dans le rapport approximatif $\frac{23}{0,5}$

ou $\frac{23}{1}$.

nés dans le reste de ce travail, sont ramenés à 0°, à la pression de 0^m,760 et à l'état sec.

Pour les muscles soumis à des températures inférieures à 42°, on constate constamment une absorption d'oxygène dont la valeur dépend du temps pendant lequel le muscle a été chauffé, et de la température à laquelle on l'a soumis. Elle est d'autant plus faible que le chauffage a été plus long ou fait à une température plus élevée. Il est en effet difficile de tuer un muscle à une température inférieure à 40°. J'ai vu plusieurs fois des muscles, soumis à une température de 40°, présenter encore des traces d'excitabilité au bout de 25 à 30 minutes; dans d'autres cas, des muscles soumis à une température de 36 ou 37° se sont encore montrés excitable au bout de 40 minutes et même d'une heure.

Quelle que soit la température à laquelle on soumet le muscle, on remarque qu'au moment où son excitabilité disparaît, il est encore capable d'absorber une quantité notable d'oxygène. Les deux expériences suivantes renseignent sur l'influence de la durée du chauffage et du degré de la température.

EXPÉRIENCE IV. 11 janvier 1895. — Cette expérience est faite sur les deux pattes de deux grenouilles de même taille. Une patte est conservée normale. Les trois autres sont soumises à une température de 40°, l'une pendant 25 minutes, la seconde pendant une heure, la troisième pendant une heure et demie. Chaque patte est laissée ensuite en contact avec l'air pendant une heure et demie dans une cloche à gaz. Voici les résultats obtenus :

	VOLUME PRIMITIF de l'atmosphère.	VOLUME après l'expérience.	OXYGÈNE avant l'expérience.	OXYGÈNE après l'expérience.	OXYGÈNE ABSORBÉ.	ACIDE CARBONIQUE dégagé.
	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.
Patte normale....	12,309	12,329	2,576	2,341	0,235	0,225
P. cuite 25 m. à 40°	12,224	12,575	2,558	2,504	0,054	0,364
— 1 h. à 40°.	12,233	12,437	2,560	2,520	0,040	0,300
— 1 h. 1/2 à 40°.	12,223	12,000	2,558	2,532	0,016	0,224

Il y a donc d'autant moins d'oxygène absorbé par le muscle que la durée du chauffage a été plus longue.

EXPÉRIENCE V. 9 janvier 1893. — On prend trois grenouilles de même taille et on prépare 5 pattes. L'une est conservée à l'état normal ; les cinq autres sont soumises pendant 25 minutes à des températures différentes : 40°, 39°, 38°, 36°. Les cinq pattes sont ensuite mises dans des cloches pendant une heure et demie.

	VOLUME PRIMITIF de l'atmosphère.	VOLUME après l'expérience.	OXYGÈNE avant l'expérience.	OXYGÈNE après l'expérience.	OXYGÈNE ABSORBÉ.	ACIDE CARBONIQUE dégagé.
	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.
Patte normale....	12,409	12,382	2,597	2,376	0,221	0,171
Patte cuite à 36°..	12,448	12,504	2,605	2,498	0,107	0,199
— 38°..	12,469	12,645	2,610	2,533	0,077	0,225
— 39°..	12,411	12,609	2,598	2,542	0,056	0,284
— 40°..	12,388	12,531	2,593	2,548	0,045	0,265

Ainsi donc, le muscle absorbe d'autant moins d'oxygène qu'on l'a soumis à une température plus élevée, et d'autant moins aussi que le chauffage a été plus prolongé.

Je terminerai cette série d'expériences en disant qu'elles n'ont pas été choisies parmi les plus favorables ; en effet, assez souvent, on peut voir la capacité d'absorption pour l'oxygène devenir presque nulle rapidement dans des muscles soumis à des températures assez basses, vers 37° par exemple. Ce fait est du reste en concordance avec une disparition plus rapide de l'excitabilité.

En voici un exemple :

EXPÉRIENCE VI. 4 janvier 1893. — Les deux pattes d'une même grenouille sont soumises, l'une à une température de 37°, l'autre de 40°, pendant 25 minutes, puis ensuite placées dans les cloches pendant une heure et demie.

	VOLUME PRIMITIF de l'atmosphère.	VOLUME après l'expérience.	OXYGÈNE avant l'expérience.	OXYGÈNE après l'expérience.	OXYGÈNE ABSORBÉ.	ACIDE CARBONIQUE dégagé.
	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.
Patte chauff. à 37°.	12,421	12,665	2,600	2,589	0,011	0,292
— à 40°.	12,414	12,763	2,609	2,604	0,005	0,350

La patte chauffée préalablement à 37° n'a donc absorbé que 0^{cc},011 d'oxygène, tandis qu'une patte fraîche et normale en absorbe environ 0^{cc},200.

En résumé, je tirerai de cette série d'expériences les conclusions suivantes :

1° Un muscle chauffé à une température supérieure à 42 ou 44° perd rapidement la propriété d'absorber l'oxygène de l'air;

2° Dans un muscle chauffé à 40° ou à une température inférieure, la propriété d'absorber l'oxygène devient d'autant plus faible que la durée du chauffage est plus prolongée ;

3° Dans des muscles soumis pendant le même temps à des températures différentes inférieures à 40°, la capacité d'absorption pour l'oxygène se conserve d'autant plus longtemps et est d'autant plus considérable que la température est moins élevée;

4° En face des différences constatées entre les échanges gazeux d'un muscle cuit et d'un muscle normal, on est autorisé à conclure que l'absorption de l'oxygène par le muscle est un phénomène vital et que ce phénomène disparaît presque complètement dans le muscle mort.

On pourrait objecter aux expériences précédentes que si le muscle cuit n'absorbe plus d'oxygène, c'est, non parce qu'il est mort, mais parce que certaines substances capables de fixer de l'oxygène ont été modifiées par la chaleur. Pour me renseigner à ce sujet, j'ai cherché à obtenir un muscle mort

par un procédé qui ne modifie en rien sa constitution chimique. J'ai réalisé cette condition dans l'expérience suivante :

EXPÉRIENCE VII (1). — Un muscle de la cuisse du chat est extrait aseptiquement et placé dans un flacon stérilisé A (fig. 34) dont les deux bouchons à l'émeri B, C, sont munis de tubulures G, F, dans lesquelles est introduit un tampon de coton stérilisé ; le muscle étant mis en place, les bouchons sont lutés au dehors, puis on fait passer pendant 3 heures un courant rapide d'hydrogène pur dans le flacon ; au bout de ce temps, ce dernier ne renferme plus qu'une quantité d'oxygène inappréciable par les procédés eudio-

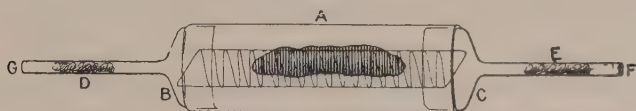


Fig. 34.

métriques. Les extrémités F et G des tubulures sont alors lutées, puis tout l'appareil est immergé dans l'eau pendant deux mois. Au bout de ce temps, on remplace l'hydrogène par de l'air, et on laisse le muscle en contact avec ce dernier pendant 24 heures. L'air est ensuite analysé. On trouve alors que le muscle a absorbé 0^{cc},322 d'oxygène, et qu'il a dégagé 0^{cc},096 d'acide carbonique. Dans les nombreuses expériences que j'ai faites sur le même muscle (biceps fémoral), j'ai toujours constaté que, mis en contact avec l'air pendant les 24 heures qui suivent la mort de l'animal, ce muscle absorbe de 7 à 10^{cc} d'oxygène. En prenant le chiffre le plus faible, 7^{cc}, on voit que le muscle maintenu pendant deux mois dans l'hydrogène, puis ensuite placé 24 heures dans l'air, a absorbé à ce moment au minimum 24 fois $\left(\frac{7}{0,322}\right)$ moins d'oxygène que s'il y avait été placé immédiatement après la mort de l'animal. L'expérience suivante renseigne du reste exactement à ce sujet.

EXPÉRIENCE VIII. — Dans cette expérience (2), deux muscles

(1) On trouve à la page 132 la description détaillée de la méthode et de l'appareil qui a servi à effectuer cette expérience.

(2) Cette expérience, faite surtout dans un autre but, est décrite très complètement à la page 142.

similaires des cuisses d'un chat furent extraits aseptiquement et placés dans des flacons stérilisés ; l'un d'eux fut laissé à l'air pendant 24 heures, et on rechercha la quantité d'oxygène absorbée et d'acide carbonique dégagée. L'autre fut traité comme il est indiqué dans l'expérience précédente et laissé pendant 21 jours dans l'hydrogène. Au bout de ce temps, on remplaça l'hydrogène par de l'air et on rechercha la quantité d'oxygène absorbé. Voici les résultats obtenus :

	Oxygène absorbé.	Acide carbonique dégagé.
<i>a.</i> Muscle placé dans l'air aussitôt après la mort de l'animal.....	5 ^{cc} ,000	7 ^{cc} ,090
<i>b.</i> Muscle maintenu dans l'hydrogène et placé dans l'air 21 jours après la mort..	0 ^{cc} ,187	0 ^{cc} ,110

Ainsi, dans cette expérience, le muscle *b* n'est soumis à aucune manipulation qui puisse altérer sa constitution chimique ; d'autre part, on a empêché la fixation de l'oxygène par les substances oxydables du muscle en le plaçant dans une atmosphère d'hydrogène. Si donc l'absorption de l'oxygène par le muscle n'était qu'un simple phénomène d'oxydation sans relation avec les phénomènes physiologiques, on devrait la voir se produire aussi bien dans le muscle *b* que dans le muscle *a* et à peu de chose près avec la même intensité. Or, nous voyons qu'il n'en est pas ainsi. Le muscle *a* a absorbé 5 centimètres cubes d'oxygène, tandis que le muscle *b* n'en a absorbé que 0^{cc} 187. — Comme il est infiniment probable (bien qu'on ait prétendu le contraire, et sans aucune preuve à l'appui) qu'un muscle extrait du corps est mort au bout de 21 jours (et à plus forte raison au bout de 2 mois), je crois pouvoir conclure des deux expériences précédentes :

1° Que le muscle mort n'absorbe qu'une faible quantité d'oxygène par rapport au muscle vivant (le muscle *b* a absorbé 27 fois moins d'oxygène que le muscle *a*) ;

2° Que la quantité d'oxygène absorbée par le muscle *b* nous indique la part qui, dans les 5 centimètres cubes d'oxygène absorbés par le muscle *a*, revient aux phénomènes purement chimiques d'oxydation. Le rapport $\frac{5}{0,187}$ nous

renseigne donc sur la part relative que prennent les phénomènes d'ordre physiologique, à l'absorption d'oxygène par le muscle.

B. *La quantité d'oxygène absorbée par le muscle diminue lorsque l'excitabilité diminue.*

Je démontre ce fait par l'expérience suivante :

EXPÉRIENCE IX. — Je coupe le train postérieur d'une grenouille et j'en sépare les deux pattes au niveau du pubis en les laissant recouvertes de leur peau. Je tétanise l'une jusqu'à épuisement pendant 15 ou 20 minutes ; l'autre reste au repos. Au bout de ce temps, j'enlève la peau des deux pattes et je les fais passer dans deux cloches contenant des volumes d'air sensiblement égaux et mesurés avec le plus grand soin. Au bout d'une heure et demie, j'analyse les gaz. Voici les résultats obtenus dans trois expériences :

		Oxygène absorbé. cc.	Acide carbonique dégagé. cc.
Exp. I.	{ Patte normale.....	0,221	0,255
	{ — fatiguée.....	0,200	0,424
Exp. II.	{ — normale.....	0,222	0,303
	{ — fatiguée.....	0,194	0,401
Exp. III.	{ — normale.....	0,220	0,269
	{ — fatiguée.....	0,183	0,357

On voit que, dans chaque expérience, il y a moins d'oxygène absorbé par la patte fatiguée que par la patte normale. Quant aux chiffres d'acide carbonique, qui suivent une variation inverse, j'en parlerai plus loin.

Pour démontrer d'une manière absolument complète que l'absorption d'oxygène par le muscle est un phénomène vital, il me reste à citer les faits suivants dont la démonstration sera donnée plus loin :

1° Lorsque le muscle est soumis à une température croissante, l'absorption de l'oxygène croît jusqu'à un certain degré qui est optimum et à partir duquel elle décroît rapidement si la température continue à s'élever ;

2° L'augmentation qui se produit dans l'absorption d'oxygène pendant le travail musculaire est due à l'activité du muscle ;

3° Le muscle reste plus longtemps excitable dans un milieu oxygéné que dans un milieu privé d'oxygène.

En résumé, je rappellerai les deux faits suivants qui vont être utilisés dans une nouvelle série d'expériences :

1° L'absorption d'oxygène par le muscle est une des manifestations de la vie. Elle cesse dans le muscle mort;

2° L'absorption de l'oxygène suit fidèlement les variations de l'excitabilité du muscle et peut servir de mesure à cette dernière.

SIGNIFICATION DU DÉGAGEMENT D'ACIDE CARBONIQUE
COMPARÉE A CELLE DE L'ABSORPTION DE L'OXYGÈNE.

D'après Valentin, Matteucci, les muscles de la grenouille isolés du corps et placés dans l'air absorbent plus d'oxygène qu'ils n'en rendent à l'état d'acide carbonique. D'après Hermann, il faudrait voir, dans l'absorption d'oxygène d'une part, dans la production d'acide carbonique d'autre part, deux phénomènes absolument distincts, sans rapport l'un avec l'autre ni avec les phénomènes d'activité du muscle. Mes expériences m'ont montré, en effet, qu'il n'y a pas de rapport constant entre CO^2 et O^2 et qu'à l'état de repos, ce rapport peut être indifféremment plus petit que 1, égal à 1 ou plus grand que 1. Ainsi, dans deux expériences faites dans des conditions identiques, sur les deux pattes de deux grenouilles différentes, mais, de même taille, il m'est arrivé d'obtenir les résultats suivants :

	Oxygène absorbé.	CO^2 dégagé.
Exp. I.....	0 ^{cc} ,220	0 ^{cc} ,269
Exp. II.....	0 ^{cc} ,226	0 ^{cc} ,167

Ainsi, dans le premier cas, $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}^2} > 1$ et dans le second $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}^2} < 1$.

De telles différences sont certainement placées sous l'influence de causes bien déterminées. J'ai cherché à les établir à l'aide de plusieurs séries d'expériences destinées à me

renseigner sur les relations qui existent entre l'activité des absorptions et des exhalaisons gazeuses du muscle isolé et l'activité de ses propriétés physiologiques survivantes. J'exposerai d'abord les expériences qui avaient pour but essentiel de démêler la signification générale du dégagement d'acide carbonique et dont les résultats d'ensemble sont exprimés dans les propositions suivantes :

1° La quantité totale d'acide carbonique dégagée par un muscle placé dans l'air n'a aucun rapport avec les phénomènes d'activité physiologique dont le muscle isolé est encore le siège ;

2° Seule, la quantité d'oxygène absorbée est en relation avec les phénomènes physiologiques des muscles.

Les faits qui justifient ces propositions appartiennent à plusieurs catégories d'expériences visant en même temps d'autres points. Je me bornerai à citer maintenant celles qui se rapportent plus spécialement de l'objet actuel.

EXPÉRIENCE X. — On prépare les six pattes de trois grenouilles de même taille, et on les introduit chacune, sous le mercure, dans une cloche contenant un volume d'air connu ; les six cloches sont placées dans des étuves à des températures différentes. Au bout d'une heure et demie, on retire les pattes et on analyse le gaz en recherchant seulement la quantité d'acide carbonique produite. Voici les résultats obtenus :

Température.	Acide carbonique dégagé. cc.
A 17°	0,170
28°	0,389
36°	0,438
50°	0,691
62°	0,745
70°	0,776

Si l'on ne considérait que les chiffres inscrits dans ce tableau, et si, selon la manière de voir de la plupart des physiologistes, le dégagement de ce gaz était pris comme témoin de l'activité des phénomènes physiologiques, on serait

amené à cette conclusion absurde que c'est quand le muscle est tué par la chaleur qu'il a la plus grande activité physiologique.

EXPÉRIENCE XI. — La même expérience est répétée en faisant, cette fois, le dosage de l'oxygène seulement. Les résultats obtenus sont bien différents, comme l'indique le tableau suivant :

Température.	Oxygène absorbé. cc.
A 15°,0.....	0,210
21°,0.....	0,296
27°,0.....	0,480
33°,5.....	0,477
37°,0.....	0,418
42°,0.....	0,105

Ainsi, la quantité d'oxygène absorbée par le muscle croît d'une manière considérable jusqu'à un certain degré qui est l'optimum (vers 33°); elle décroît ensuite brusquement si la température continue à s'élever. Au delà de 42°, température incompatible avec la conservation de l'excitabilité du muscle, l'absorption de l'oxygène cesse bientôt complètement.

D'après ces deux expériences, qui ont été répétées plusieurs fois avec le plus grand soin, toujours avec les mêmes résultats, il y a désaccord complet entre les indications fournies par les quantités d'acide carbonique exhalées et celles d'oxygène absorbées. La quantité d'acide carbonique totale dégagée par un muscle isolé du corps ne saurait donc être prise pour la mesure de l'activité physiologique de ce muscle. L'absorption de l'oxygène est seule liée étroitement à la manifestation de cette activité, l'absorption étant au maximum quand l'activité musculaire bat son plein, au minimum quand celle-ci est éteinte ou sur le point de s'éteindre.

PART RESPECTIVE QUE PRENNENT LES ACTIONS PUREMENT
PHYSIQUES ET LES ACTIONS PHYSIOLOGIQUES AU DÉGAGE-
MENT D'ACIDE CARBONIQUE.

Je viens de démontrer que la quantité totale d'acide carbonique dégagée par un muscle isolé du corps n'a aucun rapport avec les phénomènes d'activité vitale dont il est encore le siège. J'ai à faire voir maintenant que cet acide carbonique provient de deux sources :

1° D'un phénomène purement physique : dégagement de l'acide carbonique préformé et contenu dans le muscle à l'état de dissolution ou de combinaison très instable ;

2° D'un phénomène physiologique : production d'acide carbonique sous l'influence de l'activité vitale du muscle ;

La première proposition est établie par les faits suivants :

A. *Le muscle mort, comme par exemple le muscle tué par la chaleur, dégage encore de l'acide carbonique.*

EXPÉRIENCE XII. — Une patte de grenouille débarrassée de sa peau est plongée dans l'eau à une température déterminée et pendant un temps suffisant pour tuer les muscles. On retire ensuite la patte et on l'introduit dans une cloche placée sur le mercure et contenant un volume d'air connu. On l'y laisse une heure et demie, puis on la retire et on analyse le gaz. On voit alors que cette patte n'a pas absorbé d'oxygène, mais a dégagé de l'acide carbonique. Voici un tableau qui renseigne sur les quantités de ce gaz dégagées par plusieurs pattes de grenouille soumises préalablement à des températures différentes pendant le même temps. Deux expériences ont été faites en remplaçant l'air par de l'azote, afin de montrer que le phénomène se produit aussi bien en l'absence d'oxygène.

	Exp. I	Exp. II	Exp. III	Exp. IV
Nature du gaz dans lequel la patte a été mise.....	Air	Azote	Air	Azote
Température à laquelle la patte a été soumise.....	50°	53°	70°	90°
Durée de l'action de la température.....	15'	15'	15'	15'
Quantité d'acide carbonique dégagée.....	0 ^{cc} ,33	0 ^{cc} ,20	0 ^{cc} ,16	0 ^{cc} ,096

Ces chiffres montrent bien que le muscle tué par la chaleur produit en effet de l'acide carbonique, mais qu'il en dégage d'autant moins que la température à laquelle on l'a préalablement soumis a été plus élevée. J'ai observé que la durée du chauffage exerce une influence analogue à celle de son intensité. En effet, dans les expériences faites pour étudier cette influence, j'ai toujours constaté que la quantité d'acide carbonique se montre d'autant plus faible que l'action de la chaleur a été plus prolongée. Les expériences citées antérieurement et relatives à l'absorption d'oxygène par le muscle cuit, donnent la démonstration de ce fait.

D'après ces résultats, le muscle dégagerait d'autant moins d'acide carbonique qu'on en a au préalable chassé davantage par la chaleur. Cette interprétation appelle une démonstration directe. L'expérience suivante ajoute ses enseignements à ceux qu'on trouve déjà dans quelques-unes de mes expériences antérieures.

B. La quantité d'acide carbonique dégagée par un muscle isolé du corps est d'autant plus grande qu'on le soumet, pendant le dégagement, à une température plus élevée.

EXPÉRIENCE XIII. — Six pattes de grenouilles de même taille sont mises dans six cloches placées sur le mercure et contenant des volumes égaux d'air ou d'azote. On les soumet, dans des étuves, à des températures différentes. Au bout d'une heure et demie,

on analyse les gaz. Voici les résultats d'une expérience faite sur six pattes placées dans l'azote :

Température.	Acide carbonique dégagé. cc.
A 17°	0,150
28°	0,218
36°	0,310
50°	0,567
62°	0,656
70°	0,694

C. *Un muscle encore vivant, isolé du corps, dégage d'autant plus d'acide carbonique qu'il en contient une plus grande quantité préformée dans son intérieur.*

EXPÉRIENCE XIV. — Pour démontrer ce fait, je sépare les deux pattes d'une grenouille au niveau du pubis en les laissant recouvertes de leur peau. Je tétanise l'une jusqu'à épuisement pendant 15 à 20 minutes ; l'autre reste au repos. Au bout de ce temps j'enlève la peau des deux pattes et je les fais passer dans deux cloches contenant deux volumes sensiblement égaux et connus d'air. Au bout d'une heure et demie, j'analyse les gaz. Voici les résultats obtenus dans trois expériences :

		Oxygène absorbé. cc.	CO ₂ dégagé. cc.
Exp. I.	{ Patte normale.....	0,221	0,255
	{ — fatiguée	0,200	0,424
Exp. II.	{ — normale.....	0,222	0,303
	{ — fatiguée.....	0,194	0,401
Exp. III.	{ — normale.....	0,220	0,269
	{ — fatiguée.....	0,183	0,357

Ainsi, dans chaque expérience, la quantité d'oxygène absorbée est plus faible dans la patte tétanisée préalablement, ce qui est bien en rapport avec la diminution de l'excitabilité dans ce membre. Au contraire, la quantité d'acide carbonique dégagée a augmenté d'une manière considérable. Ce résultat est facile à comprendre, si l'on considère que cette patte avait été tétanisée et que l'acide carbonique produit pendant le travail s'était accumulé dans les muscles. Il y avait donc une plus grande quantité d'acide carbonique préformée dans ce membre que dans l'autre.

En résumé, les résultats de ces diverses expériences montrent que le muscle mort dégage de l'acide carbonique et que certaines conditions (chaleur, accumulation de gaz) exercent sur le dégagement la même action que dans le cas d'une simple solution d'acide carbonique. On est donc bien là en présence d'un phénomène d'ordre purement physique.

Quant à la seconde proposition énoncée au commencement de ce paragraphe, c'est-à-dire la participation de l'activité physiologique du muscle à la production de l'acide carbonique, elle est établie par toute une série d'expériences exposées dans la suite de ce travail. J'en donnerai d'abord une démonstration directe par le fait suivant :

D. Un muscle placé dans l'air dégage plus d'acide carbonique qu'un muscle identique (le muscle similaire du même animal) placé dans un gaz inerte et privé complètement d'oxygène.

EXPÉRIENCE XV. — Les deux pattes d'une même grenouille sont introduites dans deux cloches placées sur le mercure et contenant deux volumes égaux de gaz, air dans l'une, hydrogène dans l'autre. Elles sont ainsi placées dans les mêmes conditions, à la même température. La nature seule du gaz diffère. On les y laisse une heure et demie, après quoi on les retire et on analyse les gaz. Voici les résultats obtenus dans plusieurs expériences analogues :

	ACIDE CARBONIQUE DÉGAGÉ		DIFFÉRENCE
	dans l'air.	dans l'hydrogène.	
Exp. I.	0,182	0,113	0,069
Exp. II.	0,180	0,137	0,043
Exp. III.	0,302	0,208	0,094
Exp. IV.	0,210	0,149	0,061

Il y a donc une certaine quantité d'acide carbonique dé-

gagée en plus dans l'air, et elle est due à l'action de l'oxygène sur le muscle, ou, en d'autres termes, elle résulte des phénomènes d'activité de ce dernier.

Je puis donc conclure qu'il existe bien réellement un *phénomène respiratoire* dans les muscles extraits du corps et placés dans l'air. Hermann nie l'existence de ce phénomène, en disant que l'absorption d'oxygène d'une part, la production d'acide carbonique d'autre part, sont deux phénomènes totalement indépendants et sans rapports constants l'un avec l'autre. Cette raison, qui est fort juste si l'on considère le phénomène comme Hermann l'a fait, c'est-à-dire en envisageant la totalité de l'acide carbonique produit par le muscle, n'a plus sa raison d'être si l'on déduit de cette quantité totale la part qui revient aux actions purement physiques, part qui ne suit en aucune manière les variations de l'activité musculaire. Si, en effet, l'on envisage ainsi le phénomène, on ne se trouve jamais en présence des discordances signalées précédemment entre les indications fournies par les quantités d'oxygène absorbées d'une part, et celles d'acide carbonique produites d'autre part. Ces quantités varient toujours dans le même sens et donnent toujours des indications identiques. On trouvera la démonstration complète de cette assertion dans les expériences qui suivent sur le travail musculaire et sur l'action de la température sur les échanges gazeux du muscle dans l'air.

Ces faits montrent que c'est bien à tort que la plupart des physiologistes ont considéré comme un quotient respiratoire le rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}^2}$ de l'acide carbonique *total* dégagé par le muscle, à l'oxygène absorbé; nous avons vu en effet que ce rapport n'a aucune signification physiologique.

En résumé, je conclurai de cette série d'expériences :

1° La quantité totale d'acide carbonique dégagée par un muscle extrait du corps n'est pas en relation avec les phénomènes physiologiques et ne saurait être prise comme

mesure de leur activité. Seule, la quantité d'oxygène absorbée peut être utilisée dans ce but.

2° La quantité totale d'acide carbonique dégagée par un muscle provient de deux sources :

a. D'un phénomène purement physique : dégagement de l'acide carbonique préformé dans le muscle.

b. D'un phénomène physiologique : production d'acide carbonique sous l'influence de l'activité vitale du muscle.

3° Il se produit, dans un muscle placé dans l'air, un véritable phénomène de respiration.

ECHANGES GAZEUX DES MUSCLES A L'ÉTAT DE REPOS ET A L'ÉTAT DE TRAVAIL.

Matteucci a vu le premier qu'un muscle placé dans l'air absorbe une plus grande quantité d'oxygène et dégage plus d'acide carbonique lorsqu'on le fait travailler (1). J'ai déjà parlé au commencement de ce chapitre de l'hypothèse que fit Du Bois-Reymond sur ces phénomènes : Cette augmentation dans l'absorption d'oxygène serait due à ce que le muscle en se contractant, met sans cesse sa surface en contact avec de nouvelles couches d'air. Hermann (2) et Danilewsky (3) ont cherché à montrer la réalité de cette hypothèse. D'après les expériences de ces deux physiologistes, un muscle agité simplement dans l'air, se conduirait vis-à-vis de l'oxygène comme un muscle à l'état de travail. J'ai répété ces expériences, mais en évitant certaines causes d'erreur dont les auteurs précédents ne se sont pas préoccupés. La principale est d'avoir mis des muscles dans une atmosphère qui n'était mesurée qu'à la fin de l'expérience.

Mes expériences ont été faites comparativement sur les deux pattes d'une même grenouille, placées dans des cloches, sur le mercure, et contenant des volumes d'air sensible-

(1) Matteucci, *Recherches sur les phénomènes physiques et chimiques de la contraction musculaire*. (C. R., XLII, 1856.)

(2) L. Hermann, *Unters. über den Stoffwechsel der Muskeln*. Berlin, 1867.

(3) Danilewsky, *Centralbl. f. med. Wiss.*, 1874, p. 721.

ment égaux et rigoureusement mesurés auparavant. Les pattes sont préparées comme dans les expériences précédentes ; l'une est laissée en repos ; la cloche renfermant l'autre patte est saisie avec une longue pince et agitée fortement. Il faut surtout éviter de prendre la cloche avec les doigts pour pratiquer cette agitation, car, par ce procédé, on chauffe l'air de la cloche et par suite le muscle ; je montrerai plus loin qu'une élévation de température de deux ou trois degrés suffit pour augmenter notablement l'absorption d'oxygène et la production d'acide carbonique. — Au bout d'une heure à une heure et demie, les gaz sont analysés. Voici les résultats obtenus dans deux expériences :

EXPÉRIENCE I. 26 janvier 1895. — Une patte est agitée fortement pendant 40 minutes. L'expérience dure 1 h. 10 minutes. Température pendant l'expérience 18°.

	VOLUME PRIMITIF de l'atmosphère.	VOLUME après l'expérience.	OXYGÈNE avant l'expérience.	OXYGÈNE après l'expérience.	OXYGÈNE ABSORBÉ.	CO ₂ dégagé.
	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.
Patte agitée.....	12,708	12,814	2,660	2,484	0,176	0,297
— en repos....	12,760	12,841	2,671	2,497	0,174	0,292

EXPÉRIENCE II. 23 janvier 1895. — Une patte est agitée pendant 40 minutes ; durée de l'expérience : une heure et demie. Température 18°.

	VOLUME PRIMITIF de l'atmosphère.	VOLUME après l'expérience.	OXYGÈNE avant l'expérience.	OXYGÈNE après l'expérience.	OXYGÈNE ABSORBÉ.	CO ₂ dégagé.
	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.
Patte agitée.....	12,230	12,215	2,560	2,294	0,266	0,273
— en repos....	12,218	12,236	2,557	2,286	0,271	0,274

Dans ces deux expériences, l'agitation a été incomparablement plus considérable que pendant le travail musculaire, et cependant il ne s'est produit aucune modification dans les échanges gazeux des muscles agités. Du reste on peut démontrer encore d'une autre manière que l'hypothèse de Du Bois-Reymond est inadmissible. Si l'on fait travailler un muscle en le tétanisant d'une manière continue, on voit augmenter notablement les proportions d'oxygène absorbé et d'acide carbonique produit, bien que, dans ce cas, l'agitation du muscle soit nulle ou à peu près.

La véritable cause de l'augmentation de l'absorption de l'oxygène doit être cherchée dans l'augmentation de l'activité du muscle.

Je passerai maintenant aux expériences ayant pour but l'étude des échanges pendant l'état de travail.

J'ai déjà indiqué plus haut comment il faut considérer la quantité totale d'acide carbonique dégagée par le muscle et comment on doit envisager le rapport $\frac{CO^2}{O^2}$.

Je ferai l'application de ces principes dans l'interprétation des expériences qui suivent.

Ces expériences ont été faites sans précautions d'asepsie, mais dans des conditions qui mettent à l'abri des causes d'erreur dues à la putréfaction, c'est-à-dire pendant un temps assez court variant de une heure à une heure et demie (voir page 98).

Une difficulté est l'impossibilité de faire deux expériences comparatives sur un même muscle; en effet, un muscle n'est pas comparable à lui-même à deux moments différents. J'ai donc dû m'adresser à deux muscles similaires d'un même animal, les deux pattes d'une même grenouille, par exemple.

D'autre part, il était nécessaire de comparer simultanément, dans chaque expérience, 4 muscles mis dans les conditions suivantes :

- | | | |
|----|--------------------------------|---|
| a. | Muscle en repos dans l'air. | |
| b. | — en travail | — |
| c. | — en repos dans un gaz inerte. | |
| d. | — en travail | — |

Cette comparaison était indispensable pour arriver à connaître le rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}^2}$. J'ai donc dû m'adresser à deux animaux différents. Pour avoir des muscles aussi semblables que possible, j'ai pris des grenouilles de même taille, soumises depuis longtemps aux mêmes conditions (1). On peut constater sur de telles grenouilles, que les pattes absorbent sensiblement la même quantité d'oxygène et dégagent à peu près la même quantité d'acide carbonique. D'ailleurs, les échanges gazeux varieraient-ils d'une grenouille à l'autre, que cela nous importe peu. Il suffit qu'ils soient exactement identiques dans les deux pattes du même animal, et c'est ce qui a lieu si ces deux pattes sont mises exactement dans les mêmes conditions expérimentales. Souvent, j'ai obtenu des chiffres d'oxygène et d'acide carbonique ne différant que de 0^{cc},001 ou 0^{cc},002 pour les deux pattes de la même grenouille. Cela connu, et pour éviter les erreurs possibles dues aux différences individuelles, j'ai fait varier la disposition des pattes dans les expériences, les deux membres d'un animal correspondant à *a* et *c*, ou bien à *a* et *d*, ou encore à *a* et *b*. Dans ces conditions, les résultats restent toujours les mêmes, quelle que soit la disposition adoptée.

Une autre cause d'erreur réside dans la difficulté de faire travailler deux muscles d'une manière identique, l'un dans l'air, l'autre dans un gaz inerte. Je montrerai, dans une autre série d'expériences, que le muscle se fatigue plus vite dans l'hydrogène que dans l'air. Pour que le travail soit le même pour les deux muscles, il est nécessaire que les excitations ne soient pas trop fréquentes, ni d'une trop longue

(1) Ces grenouilles, capturées au même moment, étaient restées depuis ce temps dans le même bassin, en plein air. On sait quelle est l'influence de ces conditions sur l'excitabilité des nerfs et des muscles de ces animaux.

durée. De plus, il ne faut pas que la durée du travail dans les deux muscles dépasse 10 à 15 minutes en général (1). — Passé ce temps, on voit les contractions devenir plus faibles dans l'hydrogène que dans l'air.

Voici le dispositif que j'ai employé pour ces expériences :

On introduit, dans 4 cloches placées sur le mercure, 4 volumes soigneusement mesurés et sensiblement égaux de gaz, deux volumes d'air et deux volumes d'hydrogène ou d'azote. Deux de ces cloches portent une électrode de platine (A, fig. 35). Cela fait, on choisit deux grenouilles de même

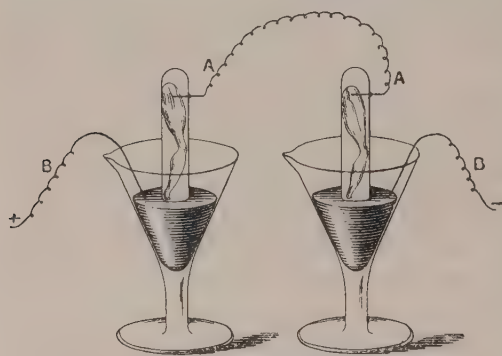


Fig. 35.

taille ; on prépare les pattes comme dans les expériences précédentes , puis on les fait passer dans les 4 cloches en ayant soin de ne pas introduire de bulles d'air avec elles. On a soin d'autre part de les disposer de manière qu'elles ne

s'appliquent pas contre les parois de la cloche et que toute leur surface soit en contact avec l'air ou l'hydrogène. Deux d'entre elles sont en relation, d'une part avec le mercure et d'autre part avec l'électrode de platine.

Les deux électrodes sont reliées ensemble, puis on plonge dans le mercure des deux vases qui supportent les deux cloches, deux fils conducteurs reliés à un appareil d'induction. Les excitations sont déterminées par un interrupteur placé sur le trajet du circuit. On voit donc que, par suite de cette disposition, les muscles sont soumis à des excitations égales en nombre et en intensité. Quant à la quantité

(1) Il est facile de rester dans ces conditions en ne déterminant dans les deux muscles qu'une contraction ou un tétanos très court toutes les minutes ou toutes les deux minutes.

de travail produite, elle est variable d'une expérience à l'autre, et ne peut être appréciée, le muscle travaillant à vide. Il ne nous importe du reste que de savoir qu'elle est la même pour les deux muscles dans une même expérience. La durée de ces expériences a été de 40 minutes à une heure.

Quand on a jugé le travail suffisant, les 4 pattes sont retirées, puis les gaz analysés. Voici les résultats de quelques expériences :

EXPÉRIENCE I. 30 janvier 1894. — Disposition des pattes dans les cloches :

Grenouille n° 1	{ Une patte en repos dans l'air.	
	— en travail	—
Grenouille n° 2	{ Une patte en repos dans un gaz inerte.	
	— en travail	—

L'expérience dure une heure 10 minutes. Température pendant l'expérience : 18°.

Analyse des gaz.

		VOLUME PRIMITIF de l'atmosphère.	VOLUME après l'expérience.	OXYGÈNE avant l'expérience.	OXYGÈNE après l'expérience.	OXYGÈNE ABSORBÉ.	CO ₂ DÉGAGÉ.
		cc.	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.
Air.....	{ Repos...	13,441	13,548	2,813	2,594	0,219	0,340
	{ Travail..	13,479	13,705	2,821	2,524	0,297	0,543
Azote...	{ Repos...	13,27	13,528	»	»	»	0,244
	{ Travail..	13,544	13,890	»	»	»	0,341

Les faits suivants ressortent de cette expérience :

1° Le muscle en repos dans l'air dégage plus d'acide carbonique que le muscle en repos dans l'azote, fait dont j'ai déjà parlé :

$$0,340 - 0,244 = 0^{\circ},096.$$

Cette différence est encore plus accentuée entre les deux muscles à l'état de travail :

$$0,543 - 0,341 = 0^{\circ},202.$$

2° L'excès d'acide carbonique produit pendant le travail par un muscle placé dans l'azote est plus faible que l'excès produit par le muscle similaire travaillant dans l'air.

Excès de CO^2 pendant le travail dans l'azote :

$$0,341 - 0,244 = 0^{\circ},097.$$

Excès de CO^2 pendant le travail dans l'air :

$$0,543 - 0,340 = 0^{\circ},203.$$

Nous avons là tous les éléments nécessaires pour calculer la valeur du rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}^2}$ à l'état de repos ou de travail.

3° *État de repos.*

Oxygène absorbé = $0^{\circ},219$.

CO^2 produit = $0,34 - 0,244 = 0^{\circ},096$.

Rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}^2} = \frac{0,219}{0,096} = 0,438$.

État de travail.

Oxygène absorbé = $0^{\circ},297$.

CO^2 produit = $0,543 - 0,341 = 0^{\circ},202$.

Rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}^2} = \frac{0,202}{0,297} = 0,68$.

Ainsi, le rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}^2}$ est plus petit que l'unité dans les deux cas, mais il en est plus rapproché à l'état de travail.

EXPÉRIENCE II. 2 février 1894. — Même disposition des pattes que dans l'expérience précédente. Durée de l'expérience : 1 heure. Température : 18° . Le gaz inerte employé est l'hydrogène.

Analyse des gaz.

		VOLUME PRIMITIF de l'atmosphère.	VOLUME après l'expérience.	OXYGÈNE avant l'expérience.	OXYGÈNE après l'expérience.	OXYGÈNE ABSORBÉ	CO ² DÉGAGÉ.
		cc.	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.
Air.....	Repos...	13,280	13,425	2,780	2,625	0,155	0,309
	Travail..	13,311	13,532	2,786	2,611	0,175	0,427
Hydrog.	Repos...	13,539	13,780	»	»	»	0,267
	Travail..	13,607	13,916	»	»	»	0,333

Ces chiffres confirment les résultats de l'expérience précédente. En effet :

1° Le muscle en repos dans l'air a dégagé 0^{cc},042 (0,309—0,267) en plus du muscle en repos dans l'hydrogène. La différence est encore plus accentuée pour les deux muscles à l'état de travail : 0,427 — 0,333 = 0^{cc},094.

2° L'excès d'acide carbonique produit pendant le travail dans l'air est plus grand que l'excès produit pendant le travail dans l'hydrogène.

Excès pendant le travail dans l'air =

$$0,427 - 0,309 = 0^{\text{cc}},118.$$

Excès pendant le travail dans l'hydrogène =

$$0,333 - 0,267 = 0^{\text{cc}},066.$$

3° Rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}^2}$, à l'état de repos :

Oxygène absorbé = 0^{cc},155.

CO² produit = 0,309 — 0,267 = 0^{cc},042.

$$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}^2} = \frac{0,042}{0,155} = 0,27.$$

A l'état de travail :

Oxygène absorbé = 0^{cc},175.

CO² produit = 0,427 — 0,333 = 0^{cc},094.

$$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}^2} = \frac{0,094}{0,175} = 0,537.$$

Ce rapport s'est rapproché de l'unité à l'état de travail.

EXPÉRIENCE III. 4 février 1894. — Disposition des pattes :

Grenouille n° 1 { Une patte en repos dans l'air.
— — — l'hydrogène.
Grenouille n° 2 { Une patte en travail dans l'air.
— — — l'hydrogène.

Durée de l'expérience 1 heure. Température 15°.

Analyse des gaz.

		VOLUME PRIMITIF de l'atmosphère.	VOLUME après l'expérience.	OXYGÈNE avant l'expérience.	OXYGÈNE après l'expérience.	OXYGÈNE ABSORBÉ.	CO ₂ PRODUIT.
		cc.	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.
Repos.	{ Air.....	13,702	13,730	2,868	2,718	0,150	0,182
	{ Hydrog..	13,793	13,890	»	»	»	0,113
Travail.	{ Air.....	13,690	13,857	2,865	2,682	0,183	0,316
	{ Hydrog..	13,794	13,947	»	»	»	0,200

Résultats :

1° Acide carbonique dégagé en plus dans l'air que dans l'hydrogène :

A l'état de repos =

$$0,182 - 0,113 = 0^{\circ},069.$$

A l'état de travail =

$$0,316 - 0,200 = 0^{\circ},116.$$

2° Excès d'acide carbonique pendant le travail dans l'air =

$$0,316 - 0,182 = 0^{\circ},134.$$

Excès d'acide carbonique pendant le travail dans l'hydrogène =

$$0,200 - 0,113 = 0^{\circ},087.$$

3° Rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}^2}$: à l'état de repos :

$$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}^2} = \frac{0,069}{0,150} = 0,46.$$

A l'état de travail :

$$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}^2} = \frac{0,116}{0,183} = 0,64.$$

EXPÉRIENCE IV. 5 février 1892. — Même disposition des pattes que dans l'expérience précédente. Durée de l'expérience 1 heure. Température 16°.

Analyse des gaz.

		VOLUME PRIMITIF de l'atmosphère.	VOLUME après l'expérience.	OXYGÈNE avant l'expérience.	OXYGÈNE après l'expérience.	OXYGÈNE ABSORBÉ.	CO ² PRODUIT.
		cc.	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.
Repos.	Air.....	14,170	14,206	2,966	2,815	0,151	0,180
	Hydrog..	14,055	14,187	»	»	»	0,137
Travail.	Air.....	13,724	13,894	2,872	2,664	0,208	0,387
	Hydrog..	13,632	13,877	»	»	»	0,270

Résultats :

1° Acide carbonique dégagé en plus dans l'air que dans l'hydrogène :

A l'état de repos =

$$0,180 - 0,137 = 0^{\text{cc}},043.$$

A l'état de travail =

$$0,387 - 0,270 = 0^{\text{cc}},117.$$

2° Excès d'acide carbonique pendant le travail dans l'air :

$$0,387 - 0,180 = 0^{\text{cc}},207.$$

Excès d'acide carbonique pendant le travail dans l'hydrogène :

$$0,270 - 0,137 = 0^{\text{cc}},133.$$

3° Rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}^2}$: à l'état de repos :

$$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}^2} = \frac{0,043}{0,151} = 0,285.$$

Rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}^2}$: à l'état de travail :

$$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}^2} = \frac{0,117}{0,208} = 0,563.$$

Dans l'interprétation des résultats de ces quatre expériences, j'ai admis que la différence entre les chiffres d'acide carbonique produit par le muscle dans l'air d'une part, et par le muscle similaire dans un gaz inerte, d'autre part, résulte de l'action de l'oxygène sur le muscle et qu'elle représente la portion d'acide carbonique due au phénomène respiratoire dont j'ai parlé antérieurement. Les résultats sont identiques dans les quatre expériences. J'en tirerai les conclusions suivantes :

1° A l'état de repos comme à l'état de travail, un muscle dégage toujours plus d'acide carbonique dans l'air que dans un gaz inerte.

2° La différence entre les quantités d'acide carbonique produites à l'état de repos et à l'état de travail est plus considérable dans un muscle placé dans l'air que dans un muscle placé dans l'hydrogène.

3° Si, par la méthode indiquée dans le paragraphe précédent, on recherche les quantités de gaz produites et absorbées dans le phénomène purement respiratoire, on voit que le rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}^2}$ est toujours plus petit que 1, mais qu'à l'état de travail il se rapproche de l'unité.

VARIATIONS DES ÉCHANGES GAZEUX D'UN MUSCLE ISOLÉ DU CORPS
PENDANT LES JOURS QUI SUIVENT SON EXTRACTION.

Des recherches ont déjà été faites par Valentin (1) sur ce sujet. Cet auteur montre :

1° Que les muscles extraits du corps dégagent toujours de l'acide carbonique et absorbent de l'oxygène.

2° Que la proportion de ces deux gaz croît constamment à partir du moment où le muscle est extrait.

3° Qu'il n'y a aucun rapport entre l'oxygène absorbé et l'acide carbonique dégagé.

J'ai déjà parlé des objections que fit Hermann à ces expériences, tout en confirmant l'exactitude de ces dernières. Il est évident que, dans les expériences de Valentin, il y a eu putréfaction des muscles, puisque cet auteur ne s'est pas occupé de cette cause d'erreur, et que, d'autre part, il trouve de l'hydrogène sulfuré, des carbures d'hydrogène dans les gaz dégagés par le muscle.

J'ai montré déjà au commencement de ce chapitre :

1° Quel est le rôle de la putréfaction dans les échanges gazeux du muscle ;

2° Qu'indépendamment de toute putréfaction, le muscle dégage de l'acide carbonique, et que la quantité de ce dernier gaz va en décroissant régulièrement.

Je me suis déjà servi des résultats de l'expérience que je vais décrire et qui montre :

1° Qu'un muscle exempt de microbes absorbe l'oxygène de l'air et qu'il dégage de l'acide carbonique ;

2° Que la quantité d'oxygène absorbée par le muscle va en décroissant régulièrement à partir du moment de son extraction.

Dans cette expérience, j'ai établi la comparaison du muscle placé dans l'air avec le muscle similaire placé dans l'hydrogène; pour qu'elle soit significative, il fallait que

(1) Valentin, *Ueber die Wechselwirkung der Muskeln und der sie umgebende Atmosphäre* (Arch. f. physiol. Heilkunde, t. XIV, 1855).

ces deux muscles soient placés dans des conditions absolument identiques et soient soumis aux mêmes manipulations. Il fallait de plus :

1° Extraire aseptiquement les deux muscles et les enfermer dans des flacons stérilisés, renfermant l'un de l'air, l'autre de l'hydrogène ;

2° Analyser chaque jour l'air ou l'hydrogène des flacons ;

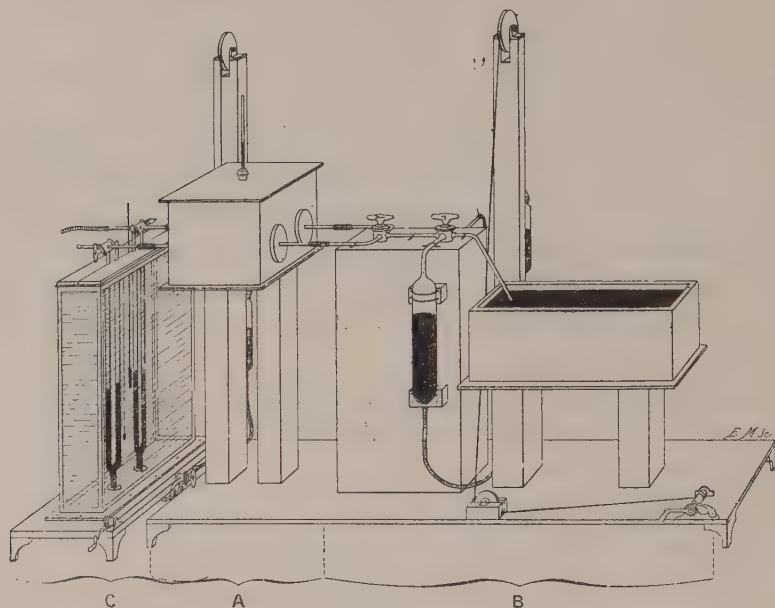


Fig. 36.

3° Renouveler chaque jour ces gaz sans introduire de germes sur les muscles.

Toutes ces conditions ont été réalisées dans l'appareil que je vais décrire, et que la figure 36 montre dans son ensemble.

Cet appareil se compose de trois parties :

A. D'une boîte en zinc remplie d'eau, renfermant deux flacons analogues à celui décrit page 98, et dans lesquels on introduit les muscles en expérience (A, fig. 36);

B. D'un système relié à ces deux flacons et permettant

d'extraire pour l'analyse une partie du gaz de l'un ou de l'autre (B, fig. 36);

C. De deux tubes en U, gradués, reliés aux flacons et fonctionnant comme voluménomètres (C, fig. 36).

A. Pour la description de ces flacons, voir page 98. Ils ont la même capacité; les muscles sont placés dans ces flacons, comme il a été dit page 98, sur un châssis en argent. Une tubulure de chaque flacon est reliée au système B (fig. 36), l'autre à un voluménomètre du système C.

Tous deux sont placés côte à côte dans une cuve en zinc

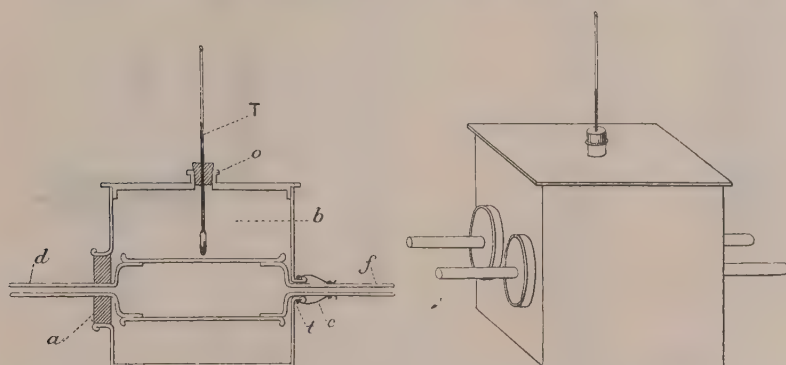


Fig. 37.

remplie d'eau (*b*, fig. 37); quatre ouvertures percées dans deux parois opposées permettent l'introduction des flacons. Deux de ces orifices sont fermés par deux bouchons de caoutchouc *a*; les deux autres, par deux manchons de caoutchouc *c* ligaturés d'une part sur une tubulure *f*, d'autre part sur le tube métallique *t*. La boîte est fermée à la partie supérieure par un couvercle de zinc muni d'un orifice *o*, permettant l'introduction d'un thermomètre *T*. On connaît ainsi exactement la température de l'eau de la cuve, et par suite du gaz contenu dans les flacons.

B. Système destiné à l'extraction du gaz des flacons. — Il se compose d'un robinet à trois voies *a* (fig. 38) muni de trois branches; deux d'entre elles *b*, *c*, sont reliées aux tubulures *m*, *m'* des flacons; la troisième *e* est reliée au robinet *a'*

ayant deux voies en L et 4 branches, *e*, *f*, *h*, *i*. La branche *h* communique avec une trompe *t*, par un tube de caoutchouc; la branche *f* est coudée et communique avec

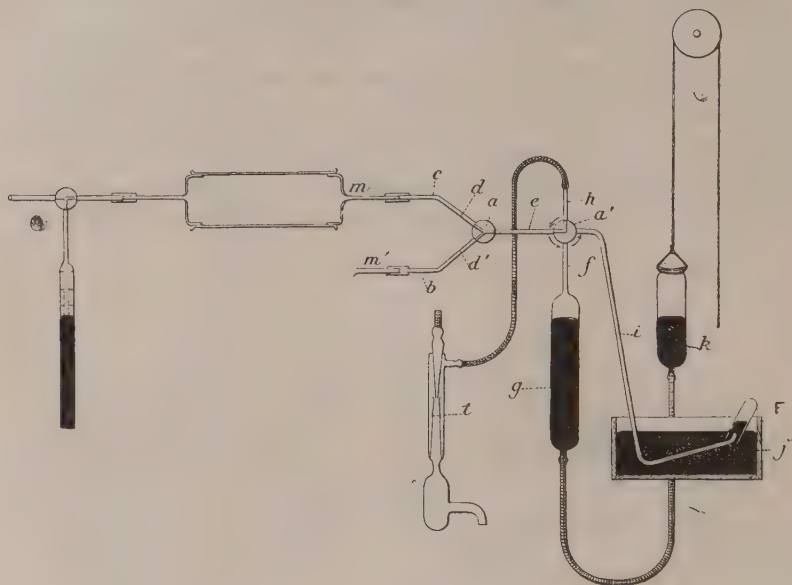


Fig. 38.

un réservoir à mercure *g*, en relation lui-même avec un réservoir *k*; la quatrième branche *i* est un tube à dégagement qui se rend sur la cuve à mercure *j*.

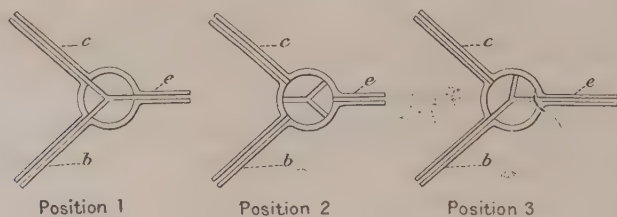


Fig. 39.

La clef du robinet *a* est percée de 3 voies formant entre elles un angle aigu et 2 angles obtus, de telle sorte qu'en la mettant dans les positions 1, 2 ou 3 (fig. 39), on peut à volonté

faire varier les communications entre les branches *e*, *b* et *c*. En combinant le jeu de ce robinet à celui du robinet *a'* on voit (fig. 38) qu'on peut :

1° Établir la communication d'un seul ou des deux flacons à la fois avec la trompe;

2° Établir isolément la communication du réservoir *g* avec l'un ou l'autre des deux flacons.

C. Voluménomètre. — A l'une des tubulures de chaque flacon est adapté un tube en U fonctionnant comme voluménomètre (fig. 40). L'une des branches *b* de ce tube s'ouvre librement à l'air; l'autre *a* porte à son extrémité supérieure un robinet *C* à 3 voies en T, qui est muni de deux tubulures *d* et *f*. L'une de ces tubulures *d* est en communication avec l'air libre (ou avec un appareil générateur d'hydrogène); l'autre, *f*, est en communication avec un des flacons contenant les muscles mis en expérience. La branche *a* porte deux graduations placées côte à côte, l'une en millimètres, l'autre en centimètres cubes et en dixièmes de centimètre cube. Les deux branches *a* et *b* ont exactement le même calibre. — Le tube ainsi constitué est fixé par sa partie *h* sur la plaque *g*. — L'extrémité *k* est reliée à une branche *m* d'un robinet à trois voies, par un tube de caoutchouc. L'autre voluménomètre est relié à la seconde voie *n*; la troisième voie du robinet communique avec le réservoir à mer-

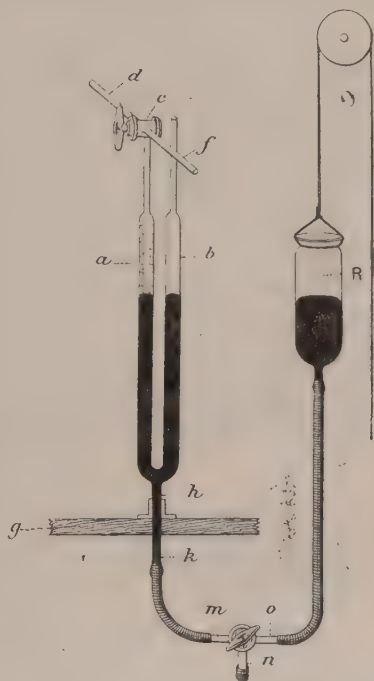


Fig. 40.

cure R, qui, par suite de cette disposition, sert successivement à faire fonctionner les deux voluménomètres. Ces deux derniers sont immergés dans une cuve à eau (fig. 36) dont les parois sont formées par des glaces; il y a en plus dans cette cuve : 1° un thermomètre très sensible; 2° un fil à plomb construit avec crin de cheval très fin et destiné à régler la position du réticule de la lunette.

Les lectures sont faites sur les voluménomètres à l'aide de la lunette décrite avec l'eudiomètre de précision (page 90). Elle est réglée de manière que les 100 divisions de l'arc gradué correspondent à un dixième de centimètre cube. La valeur du millimètre par rapport à l'arc divisé est calculée une fois pour toutes; après chaque lecture une correction est faite sur le chiffre obtenu.

Je passerai sur les autres détails de construction de l'appareil, détails dont on se rendra suffisamment compte sur la figure 36.

Voici maintenant le manuel opératoire :

Les deux muscles étant extraits aseptiquement du corps sont placés dans les deux flacons. Les bouchons de ceux-ci sont lutés extérieurement, puis les deux flacons placés dans la cuve en zinc destinée à les recevoir. Cette cuve est ensuite intercalée dans l'appareil. Les tubu-



Fig. 41.

lures des flacons sont réunies à l'aide de tubes de caoutchouc, d'une part aux branches *b, c* du robinet *a* (fig. 38), d'autre part aux branches horizontales des voluménomètres. Ces ligatures, dont une est représentée ici (fig. 41), sont constituées par un tube en caoutchouc *a* maintenu à chaque extrémité par plusieurs tours de bandes de caoutchouc *b*; le tout est recouvert par un manchon de caoutchouc *c*, ligaturé à ses deux bouts et rempli d'eau. Toute rentrée d'air est ainsi rendue impossible.

Ces ligatures étant terminées, on établit les communications :

1° D'un flacon avec l'air extérieur, et de l'autre avec un appareil générateur d'hydrogène, à l'aide des robinets à trois voies des voluménomètres ;

2° Des deux flacons avec la tubulure intermédiaire *e* (fig. 38), puis avec la trompe *t*. Cette dernière est ensuite mise en marche. On fait ainsi passer un courant d'air dans l'un des flacons, et un courant d'hydrogène dans l'autre (1) ; quand on juge suffisant le balayage ainsi opéré (au bout de 1 heure 1/2 à 2 heures) :

1° On tourne le robinet *a* (fig. 42) (sans arrêter le jeu de la trompe), de manière à établir la communication isolée du flacon contenant l'hydrogène, avec la trompe, puis, lorsque le courant a passé quelques instants, on ferme *a'* et on arrête la trompe. On n'a ainsi que de l'hydrogène dans la tubulure *e* ; on fait alors communiquer cette dernière avec le réservoir *g*, puis on abaisse *k* (fig. 38). Une certaine quantité d'hydrogène pénètre dans le réservoir (2). — Cela fait, on ferme *a'* (dans le sens de la flèche (fig. 43) ; puis on fait communiquer *g* et *i*, on élève *k*, et le gaz est chassé dans une cloche E, placée sur le mercure ;

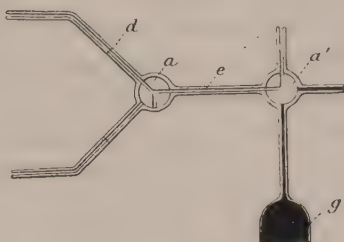


Fig. 42.

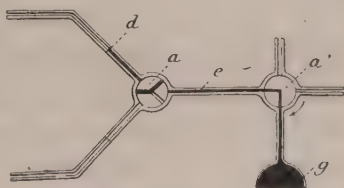


Fig. 43.

2° On élève le réservoir *k* légèrement au-dessus du niveau du robinet *a'* et on établit la communication entre *e* et *g*. Le mercure pénètre dans la branche *e*, puis vient jusqu'au

(1) Pendant le passage de ce courant, on chasse tout l'air d'un voluménomètre pour le remplacer par de l'hydrogène, en élevant et en abaissant le réservoir mobile.

(2) On a préalablement chassé l'air du réservoir *g* et du tube *i* (fig. 42) et tous deux ont été remplis de mercure.

trait de repère *d* (fig. 43) où on l'arrête en fermant le robinet *a*. Les deux robinets sont alors dans la position représentée par la figure 43 ;

3° On abaisse le réservoir *k* (fig. 38), et on fait communiquer isolément le flacon rempli d'air, avec *g*. Le mercure de la branche *e* rentre en *g* avec une certaine quantité d'air. On tourne ensuite *a'* pour établir la communication entre la trompe et le flacon. On fait passer à nouveau un courant d'air rapide pendant quelques instants, puis on répète pour ce flacon les mêmes opérations qui ont été pratiquées pour l'autre. Ensuite, on laisse la pression atmosphérique se rétablir dans le flacon, puis on ferme le robinet du voluméno-

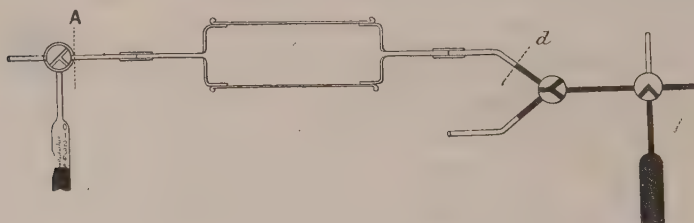


Fig. 44.

mètre. Dans le flacon à hydrogène, la pression atmosphérique est établie à l'aide du voluménomètre correspondant ; l'horizontalité des niveaux du mercure dans les deux branches de ce dernier est établie à l'aide de la lunette, puis le robinet est fermé. L'appareil se trouve alors dans la position représentée par la figure 44.

Cette série d'opérations, bien que paraissant compliquée, se fait en 4 ou 5 minutes. Au moment où l'on ferme le robinet d'un voluménomètre, on note exactement l'heure, la pression atmosphérique et la température de l'eau dans la cuve en zinc. Ces données diffèrent naturellement pour les deux flacons, car on laisse 30 minutes d'intervalle entre le commencement de l'expérience pour chacun d'eux. On voit donc que dans chaque flacon, le volume de gaz contenu entre les parties A et *d* est connu avec exactitude, la capa-

cité de cet espace étant aussi connue (mesurée au volumé-
nomètre).

Les muscles sont laissés pendant 22 heures en contact avec l'atmosphère des flacons. Au bout de ce temps, on procède :

1° A une extraction de gaz pour l'analyse ;

2° A la mesure de la variation de volume subie par le gaz des flacons ;

3° Au renouvellement de l'atmosphère du muscle.

1° Extraction du gaz pour l'analyse et mesure de la variation de volume. — On commence par l'extraction de l'hydrogène. Le voluménomètre restant fermé, le flacon est mis en communication avec le réservoir *g* (fig. 38), après avoir baissé *k* au-dessous du niveau de *a'* (1). Une certaine quantité d'hydrogène est recueillie en *g*, puis chassée dans une éprouvette placée sur le mercure. On fait alors rentrer le mercure jusqu'au trait de repère *d*, et on ferme le robinet *a*. On répète la même opération pour le flacon contenant de l'air ;

2° Mesure de la variation de volume. — Les robinets des voluménomètres restant toujours fermés, on met à la pression atmosphérique le gaz qu'ils contiennent, et on lit à la lunette la division à laquelle se trouve le ménisque de mercure. Cela fait, on ouvre les deux robinets des voluménomètres, puis on rétablit à nouveau la pression atmosphérique. On lit la nouvelle division où est venu se placer le ménisque de mercure, et on note en même temps la pression atmosphérique et la température de l'eau de la cuve en zinc.

La différence des deux volumes lus à chaque voluméno-
mètre indique la valeur de la variation du volume du gaz introduit primitivement dans le flacon correspondant. Cette variation de volume se compose :

a. De la variation due aux échanges gazeux du muscle ;

(1) On aspire plusieurs fois de suite une certaine quantité de gaz dans le réservoir *g*, puis on le chasse à nouveau dans le flacon, dans le but de bien mélanger au restant du gaz celui des portions capillaires.

b. De la variation due aux changements de température et de pression ;

c. De la variation due à l'extraction d'un certain volume de gaz pour l'analyse.

Cette dernière est connue et donnée très exactement par l'analyse. La variation *totale* de volume étant connue, on arrivera à connaître, par les calculs suivants, le volume du gaz contenu dans un flacon à la fin de l'expérience :

1° De la variation totale de volume observée au voluméno-mètre, on retranche le volume du gaz analysé ramené à la température t et à la pression H , notées au moment des lectures. On obtient ainsi la variation de volume v due à l'ensemble des deux premières causes énoncées plus haut ;

2° Le volume du gaz introduit primitivement est ramené à la température t et à la pression H ;

3° On ajoute à ce volume (somme algébrique) la variation de volume v calculée plus haut, on a ainsi le volume de gaz contenu dans le flacon à la fin de l'expérience, à la température t et à la pression H . On ramène ce volume à 0° et à 760 millimètres. À l'aide de la portion analysée, on trouve facilement la quantité d'oxygène absorbée par le muscle et d'acide carbonique produite.

Quant au volume de gaz introduit dans le flacon au commencement de l'expérience, on l'obtient facilement à 0° et 760 millimètres, si l'on connaît la capacité du flacon entre les points A et d (fig. 45) et si l'on a noté la pression et la température au début de l'expérience.

Pour mesurer la capacité du flacon, en tenant compte du muscle, des tampons de coton, etc., on se sert des voluménomètres. Je ne parlerai que sommairement de cette opération qu'on trouve décrite dans les traités de physique : le flacon communiquant avec le voluméno-mètre, on amène le gaz à la pression atmosphérique, et on lit la division où le mercure vient affleurer (en B , fig. 45). Soit V_1 le volume de la masse gazeuse sous cette pression. — Dans une deuxième opération, on met le gaz en dépression, et

on lit la nouvelle division où vient affleurer le ménisque de mercure (en C). D'autre part, on mesure la hauteur CD de la colonne de mercure déprimante. Soit h cette hauteur et soit V_2 le nouveau volume occupé par la masse gazeuse. Si la pression atmosphérique H a été notée, et si nous sup-

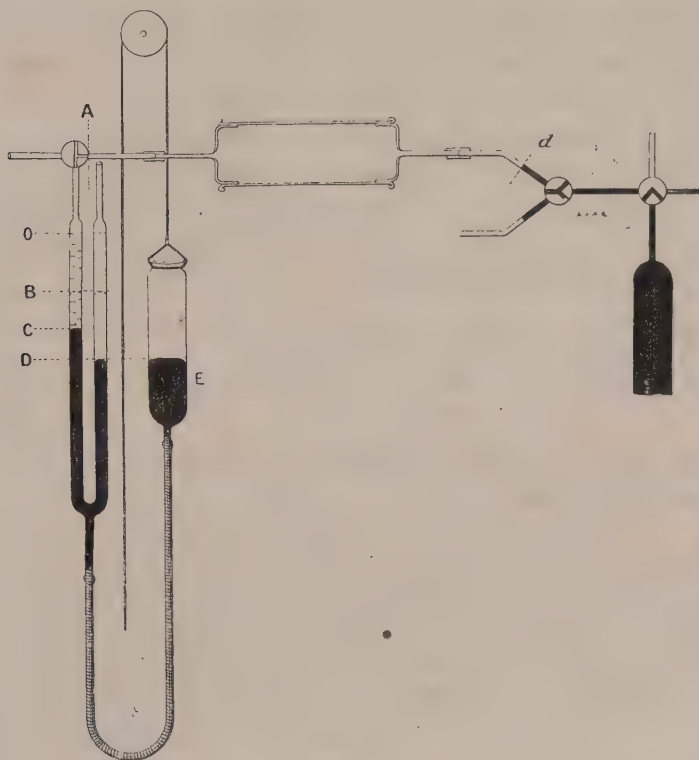


Fig. 45.

posons qu'elle n'a pas varié entre les deux lectures (ce qui arrive toujours, l'opération durant en tout 2 ou 3 minutes), l'équation suivante nous donnera la valeur de V_1 :

$$\frac{V_1}{V_2} = \frac{H-h}{H}$$

Or, $V_2 = V_1 + v$, v étant la différence de volume BC constatée entre les deux lectures ; on tire donc :

$$V_1 = v \frac{H-h}{h}$$

De V_1 , on retranche la quantité OB, donnée par la graduation du voluménomètre (fig. 45). On connaît ainsi le volume du flacon depuis le trait de repère d jusqu'au 0 de la graduation du voluménomètre.

Dans une deuxième mesure, on calcule le volume de l'espace compris entre le robinet H et le 0 de la graduation; cette quantité, retranchée de V_1 , nous donne le volume de la masse gazeuse contenue dans le flacon entre d et A, c'est-à-dire la capacité du flacon entre ces deux points.

Cette mesure s'effectue avec une grande précision, mieux que par n'importe quel autre procédé. Ainsi dans deux mesures successives de la capacité d'un même flacon, j'ai obtenu les résultats suivants :

$$\begin{array}{lcl} 1^{\text{re}} \text{ mesure} & = & 83^{\text{co}},336 \\ 2^{\text{e}} \text{ —} & = & 83^{\text{co}},348 \end{array}$$

.....
Ce long exposé étant terminé, je vais donner le protocole d'une expérience.

EXPÉRIENCE. 17 avril 1895. — Un chat est tué par section du bulbe, à deux heures. Aussitôt après la mort, on extrait aseptiquement à chaque membre postérieur le faisceau musculaire formé par les muscles demi-tendineux et demi-membraneux, muscles facilement isolables et qu'on détache exactement à leurs points d'insertion sur les os. Ces muscles sont placés dans les flacons stérilisés, puis intercalés dans l'appareil comme il a été dit; on fait chaque jour l'analyse du gaz qui entre dans les flacons, et l'analyse du gaz qu'on en extrait à la fin de l'expérience; l'expérience dure chaque jour pendant 22 heures; voici les résultats obtenus pendant les 15 jours qui ont suivi l'extraction des muscles :

	MUSCLE PLACÉ DANS L'AIR.		MUSCLE PLACÉ DANS L'HYDROGÈNE	DIFFÉRENCE de l'acide carbo- nique produit dans l'air et dans l'hydrogène.
	Oxygène absorbé.	Acide carbonique dégagé.	Acide carbonique produit.	
	cc.	cc.	cc.	cc.
1 ^{er} jour.....	5,00	7,09	4,27	2,82
2 ^e —	3,39	3,23	1,00	2,00
3 ^e —	2,42	1,75	0,42	1,33
4 ^e —	1,83	1,16	0,12	1,04
5 ^e —	1,47	0,86	0,06	0,80
6 ^e —	1,15	0,52	»	0,52
7 ^e —	0,91	0,48	»	0,48
8 ^e —	0,76	0,41	»	0,41
9 ^e —	0,68	0,33	»	0,33
10 ^e —	0,64	0,29	»	0,29
11 ^e —	0,51	0,23	»	0,23
12 ^e —	0,47	0,17	»	0,17
13 ^e —	0,32	0,16	»	0,16
14 ^e —	0,24	0,09	»	0,09
15 ^e —	0,18	0,08	»	0,08

Si nous représentons graphiquement ces résultats, nous voyons (fig. 46) :

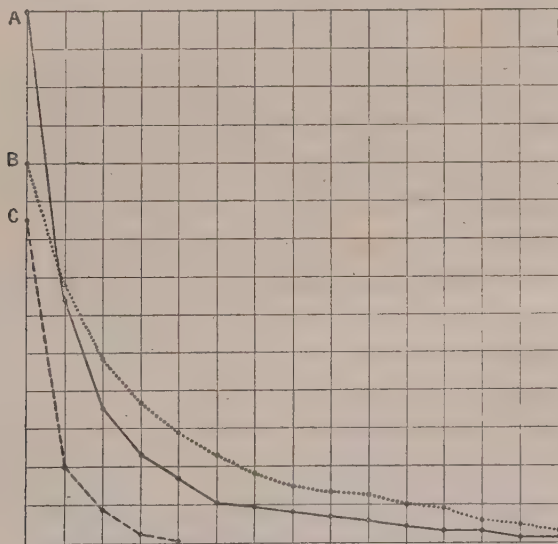


Fig. 46. — A, courbe de l'acide carbonique dégagé dans l'air; B, courbe de l'oxygène absorbé; C, courbe de l'acide carbonique dégagé dans l'hydrogène.

1° Que l'absorption d'oxygène et le dégagement d'acide

carbonique par le muscle isolé du corps décroissent rapidement pendant les premiers jours, puis plus lentement pendant les jours suivants, pour devenir très faibles vers le treizième ou le quinzième jour ;

2° Que la quantité d'acide carbonique dégagée, plus considérable d'abord que la quantité d'oxygène absorbée, décroît plus rapidement que cette dernière, et devient plus faible qu'elle à partir du second jour ;

3° Que la quantité d'acide carbonique dégagée dans

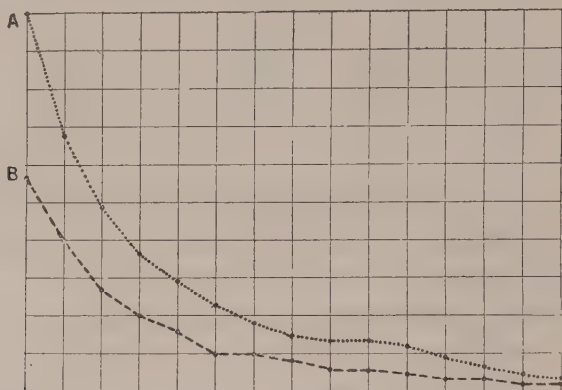


Fig. 47. — A, courbe de l'oxygène absorbé; B, courbe de l'acide carbonique dégagé.

l'hydrogène décroît brusquement, et devient nulle à partir du sixième jour.

Dans une publication antérieure (1), j'ai émis cette hypothèse, que peut-être le muscle dégageait plus d'acide carbonique qu'il n'absorbait d'oxygène le premier jour, parce que, à ce moment, il entraînait en rigidité, et qu'il se conduisait comme un muscle à l'état de travail. Cette hypothèse n'a plus sa raison d'être, d'après la série de faits que j'ai exposés, et il devient évident que la seule raison qu'on puisse admettre est que, le premier jour, le muscle dégage la plus grande quantité de l'acide carbonique préformé dans son intérieur. Le fait devient du reste évident si, appliquant les

(1) *Recherches sur la respiration musculaire* (Arch. de Physiol., 1894).

principes exposés dans ce chapitre, on recherche les quantités d'acide carbonique dues à l'action de l'oxygène sur le muscle. Si, à l'aide de ces quantités, indiquées dans le tableau précédent (différence entre l'acide carbonique produit dans l'air et dans l'hydrogène) et à l'aide des quantités correspondantes d'oxygène absorbées, on établit deux courbes (fig. 47), on voit que le muscle absorbe toujours plus d'oxygène qu'il ne dégage d'acide carbonique.

Pour compléter cette expérience, j'ai remplacé, le vingt-unième jour d'expérience, l'hydrogène contenu dans l'un des flacons par de l'air, et j'ai laissé le muscle en contact avec ce dernier pendant vingt-quatre heures, puis j'en ai fait l'analyse au bout de ce temps. Le muscle a absorbé $0^{\circ}\text{C}, 187$ d'oxygène et dégagé $0^{\circ}\text{C}, 11$ d'acide carbonique. J'ai parlé déjà, à la page 110, de la signification de ce résultat.

ACTION DES VARIATIONS DE TEMPÉRATURE SUR LES ÉCHANGES GAZEUX DES MUSCLES ISOLÉS DU CORPS.

Des recherches ont déjà été faites sur cette question par M. Regnard (1). Cet auteur a fait le dosage en poids de l'acide carbonique dégagé par des morceaux de viande soumis pendant douze heures à différentes températures. Il trouve que l'optimum du dégagement d'acide carbonique se trouve à 35° . Je ferai à ses expériences les objections suivantes :

1° Il y a eu putréfaction à la surface des muscles et cette putréfaction a atteint une importance d'autant plus considérable que les expériences étaient faites à des températures voisines de l'optimum pour la respiration et la végétation des microbes. J'ai montré que si l'on veut opérer sans asepsie, il faut faire des expériences très courtes, de une heure et demie environ ; or, celles de M. Regnard ont duré douze heures.

2° M. Regnard n'a eu en vue dans ses recherches que la

(1) Regnard, *Rech. exp. sur les var. pathol. des combust. respiratoires*. Thèse. Paris, 1878.

quantité d'acide carbonique dégagée. Or, j'ai démontré dans ce travail que la quantité totale d'acide carbonique dégagée par un muscle ne peut pas être prise pour la mesure de son activité vitale. J'ai donné des expériences montrant précisément que, sous l'action d'une élévation progressive de la température, le muscle peut dégager des quantités régulièrement croissantes d'acide carbonique; ces expériences avaient une durée de une heure et demie.

J'ai répété ces expériences, mais en recherchant l'action des variations de température : 1° sur l'absorption de l'oxygène; 2° sur la quantité d'acide carbonique produite dans le phénomène respiratoire seul. Elles ont été faites pendant une courte durée pour éviter la putréfaction.

Je me suis servi, comme dans de nombreuses expériences précédentes, de pattes de grenouille que j'introduisais dans des cloches placées sur le mercure et contenant un volume d'air mesuré d'avance. Dans toutes ces expériences, j'ai eu soin de porter au préalable dans les étuves les cloches contenant les gaz déjà mesurés. Les pattes n'étaient introduites dans les cloches que lorsque le mercure s'était mis en équilibre de température avec l'étuve. Les pattes elles-mêmes étaient maintenues quelques instants à l'étuve, pour éviter que leur introduction dans les cloches ne détermine un abaissement de température; ce chauffage préalable provoque le dégagement d'une certaine quantité d'acide carbonique contenue dans les muscles; aussi, les quantités totales de ce gaz dégagées par la suite peuvent être plus ou moins modifiées.

Voici le protocole d'une expérience :

EXPÉRIENCE. — On prend six grenouilles de même taille. On prépare les membres postérieurs comme dans les expériences précédentes; une patte de chaque grenouille est mise dans une cloche contenant de l'air, l'autre dans une cloche contenant de l'azote. Les douze cloches sont ensuite portées dans des étuves à des températures différentes; les deux pattes d'une même grenouille placées l'une dans l'air, l'autre dans l'azote, sont soumi-

es à la même température. Au bout d'une heure et demie, les pattes sont retirées et les gaz analysés.

Voici les résultats obtenus :

TEMPÉRATURE.		NATURE du GAZ	VOLUME PRIMITIF de l'atmosphère.	VOLUME après l'expérience.	OXYGÈNE avant l'expérience.	OXYGÈNE après l'expérience.	OXYGÈNE ABSORBÉ.	ACIDE CARBONIQUE TOTAL dégagé.
			cc.	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.
15°	Grenouille I.	Air.....	13,005	12,952	2,723	2,512	0,210	0,126
		Azote.....	13,073	13,152	»	»	»	0,081
21°	— II.	Air.....	12,894	12,803	2,669	2,403	0,296	0,181
		Azote.....	12,571	12,698	»	»	»	0,110
27°	— III.	Air.....	12,645	12,434	2,647	2,167	0,480	0,247
		Azote.....	12,784	12,856	»	»	»	0,108
33° 5	— IV.	Air.....	12,910	12,983	2,702	2,223	0,477	0,302
		Azote.....	12,738	13,096	»	»	»	0,330
37°	— V.	Air.....	12,684	12,877	2,655	2,237	0,418	0,560
		Azote.....	12,691	13,074	»	»	»	0,384
42°	— VI.	Air.....	13,010	13,392	2,723	2,618	0,105	0,495
		Azote.....	13,035	13,517	»	»	»	0,480

Si, à l'aide de ces chiffres, nous calculons les quantités d'acide carbonique produites par le phénomène respiratoire seul, le tableau suivant représentera les quantités de gaz absorbées ou dégagées dans ce phénomène :

TEMPÉRATURE	OXYGÈNE ABSORBÉ	CO ² PRODUIT
	cc.	cc.
15°.....	0,210	0,045
21°.....	0,296	0,071
27°.....	0,480	0,139
33° 5.....	0,477	0,172
37°.....	0,418	0,176
42°.....	0,105	0,015

La figure 48 donne une représentation graphique de ces résultats.

On voit donc que, lorsqu'un muscle (de batracien) est soumis à une température croissante, la quantité d'oxygène

absorbée croît jusqu'à un certain degré qui est optimum ; elle décroît ensuite brusquement si la température continue à s'élever, pour cesser complètement au delà de 42° , température incompatible avec la conservation des propriétés vitales du muscle.

Quant aux quantités d'acide carbonique, on voit qu'elles

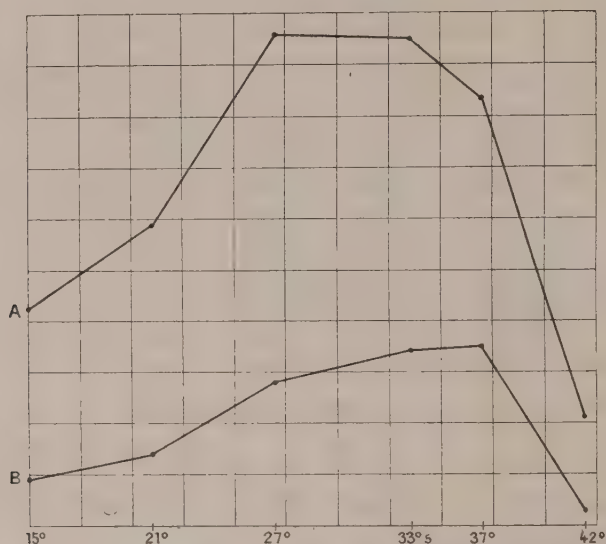


Fig. 48. — A, courbe de l'oxygène absorbé ; B, courbe de l'acide carbonique dégagé.

suivent, à très peu de chose près, les variations des quantités d'oxygène absorbées.

Pour déterminer exactement le point optimum pour les muscles de la grenouille, j'ai dû faire plusieurs expériences en employant les deux membres d'un même animal dans chacune d'elles. Voici les protocoles de trois expériences :

EXPÉRIENCE I. — Une patte est soumise à une température de 36° , l'autre de $32^{\circ},3$. Durée : une heure et demie.

	VOLUME PRIMITIF de l'atmosphère.	VOLUME après l'expérience.	OXYGÈNE avant l'expérience.	OXYGÈNE après l'expérience.	OXYGÈNE ABSORBÉ.	CO ² DÉGAGÉ.
	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.
Patte à 36°.....	13,509	13,945	2,827	2,490	0,337	0,646
— 32°,3.....	13,493	13,624	2,824	2,387	0,437	0,596

EXPÉRIENCE II. — Une patte est mise à 33° et une autre à 35° ;
durée : une heure et demie.

	VOLUME PRIMITIF de l'atmosphère.	VOLUME après l'expérience.	OXYGÈNE avant l'expérience.	OXYGÈNE après l'expérience.	OXYGÈNE ABSORBÉ.	CO ² DÉGAGÉ.
	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.
Patte à 35°.....	13,131	13,284	2,749	2,280	0,460	0,594
— 33°.....	13,192	13,273	2,761	2,283	0,478	0,529

EXPÉRIENCE III. — Une patte est mise à 34°, une autre à 29° ;
durée : une heure et demie.

	VOLUME PRIMITIF de l'atmosphère.	VOLUME après l'expérience.	OXYGÈNE avant l'expérience.	OXYGÈNE après l'expérience.	OXYGÈNE ABSORBÉ.	CO ² DÉGAGÉ.
	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.
Patte à 34°.....	13,147	13,504	2,752	2,277	0,475	0,760
— 29°.....	13,144	13,371	2,751	2,300	0,451	0,606

Si nous représentons graphiquement les résultats de ces trois expériences, nous voyons que l'optimum de l'absorption d'oxygène se trouve à 32 ou 33° (fig. 49).

Quant aux chiffres d'acide carbonique de ces trois expériences, je n'en parlerai pas, puisque je n'ai pas établi de

comparaison avec un muscle placé dans un gaz inerte.

Je n'ai pas encore déterminé la température optima pour l'absorption d'oxygène par les muscles des mammifères, mais les expériences que j'ai faites jusqu'ici m'ont montré que cet optimum est à une température plus élevée que pour

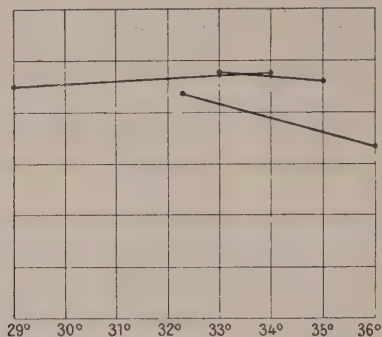


Fig. 49.

les muscles des batraciens, et non à la même température comme l'a dit M. Regnard. Il se trouve aux environs de 38°.

ACTION COMPARÉE DE L'OXYGÈNE ET DES GAZ INERTES SUR L'EXCITABILITÉ MUSCULAIRE.

Les premières recherches sur ce sujet sont dues à Grève (1). Cet auteur vit que des muscles de grenouille placés dans une atmosphère d'oxygène conservent plus longtemps leur excitabilité que des muscles placés dans l'air. L'année suivante, Alex. de Humboldt (2) confirma le fait et vit de plus que le muscle reste plus longtemps excitable dans l'air que dans l'hydrogène, que le cœur de la grenouille et d'autres animaux ayant perdu la propriété de se contracter spontanément dans l'hydrogène, se remet à battre si on le met dans l'oxygène ou dans l'air. Krimer (3) arriva à des

(1) Grève, *Vom Metallreize einem Prüfungsmittel des wahren Todes*. Leipzig, 1796, p. 94.

(2) Alex. von Humboldt, *Versuche über die gereizte Muskel und Nervenfasern*. Berlin, 1797.

(3) Krimer, *Physiologische Untersuchungen*. Leipzig, 1820.

résultats exactement opposés. Pour lui, le muscle meurt plus rapidement dans l'air que dans un gaz inerte, parce que « dans les gaz irrespirables, la force du muscle n'est pas aussi tôt consommée que dans l'air, par l'influence de la respiration ». — Puis Tiedemann (1) et ensuite Liebig (2) confirment les résultats obtenus par Alex. de Humboldt. Hermann (3) répète ces expériences et conclut de ses recherches que l'oxygène n'exerce aucune action sur le muscle et n'a aucune influence sur la conservation de son excitabilité.

J'ai répété toutes ces expériences en inscrivant les phénomènes. J'ai comparé la durée de l'excitabilité dans deux muscles similaires d'un même animal placés dans des conditions absolument identiques, l'un dans un gaz inerte, l'autre dans l'air. Voici la description de l'appareil que j'ai employé :

Le muscle M (fig. 50) est suspendu dans une cloche B fermée par un bouchon de caoutchouc A traversé par quatre tubes : l'un d'eux *a* d'étroit calibre est effilé et recourbé à son extrémité supérieure de manière à venir toucher le sommet de la cloche ; son extrémité inférieure porte un tube de caoutchouc C qui plonge dans le vase D rempli d'eau salée à 7,5 p. 1000. — L'autre tube *b* porte aussi un tube de caoutchouc E plongeant dans le vase D. Ce tube est métallique ; on lui a soudé un fil métallique F relié à un appareil d'induction ; il supporte en outre une potence métallique P à laquelle le muscle est suspendu. Le troisième tube *c*, est dilaté en réservoir R à la partie supérieure ; sa partie inférieure porte un tube de caoutchouc *g* qui se rend au réservoir R'.

R et R' contiennent de l'eau salée. Dans le réservoir R, plonge un flotteur cylindrique en stéarine, suspendu à la

(1) *Müller's Archiv.* 1847, p. 496.

(2) G. Liebig, *Ueber die Respiration der Muskeln.* (*Arch. f. An. u. Phys.*, 1850.)

(3) L. Hermann, *Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln.* Berlin, 1867.

partie inférieure du muscle par un fil métallique *f*. Ce fil traverse complètement le flotteur et vient plonger, au dessous de lui, dans l'eau salée. Cette disposition permet le passage du courant excitateur à travers le muscle, de la potence *P* à l'eau salée contenue dans le tube *c*.

Le quatrième tube *d*, est un simple tube en U contenant

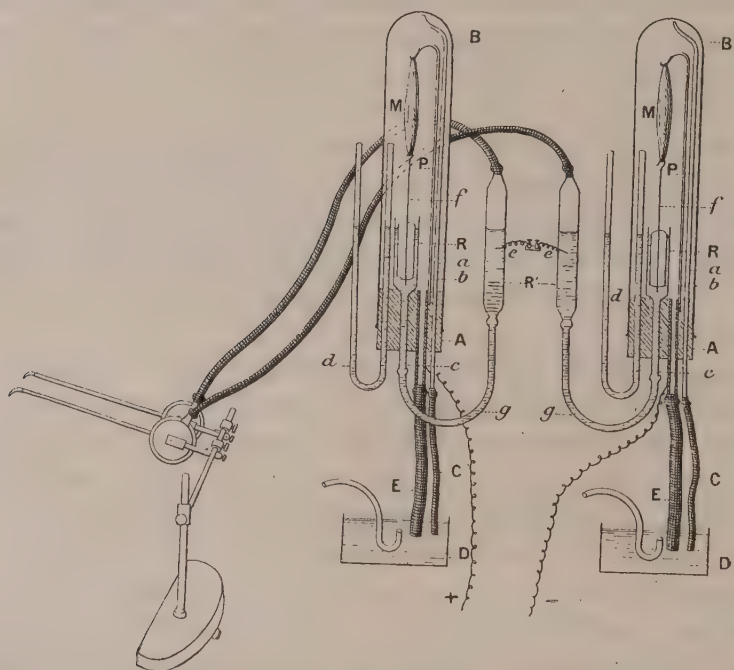


Fig. 50.

de l'eau salée, et destiné à maintenir sensiblement constante la pression à l'intérieur de la cloche. Les deux réservoirs *R'* contiennent de l'eau salée jusqu'à la même hauteur et sont reliés, par leur partie supérieure, à deux tambours à levier d'égale sensibilité. Chaque réservoir porte une électrode de platine *e* plongeant dans l'eau salée ; elle est réunie à celle de l'autre réservoir. La figure 51 montre comment s'opère le passage du courant dans l'appareil.

Après cette description, on voit de suite que, à chaque contraction du muscle, c'est-à-dire à chaque mouvement

d'élévation du flotteur, le niveau de l'eau salée baissera dans le réservoir R' et par suite le mouvement du muscle sera enregistré par le tambour à levier. On voit aussi que l'amplitude du mouvement enregistré sera parfaitement en rapport avec la force de la contraction. Voici maintenant comment on se sert de l'appareil :

Les deux muscles, les gastrocnémiens d'une même grenouille, sont mis en place, puis recouverts par les cloches qui sont appliquées et lutées sur les bouchons A, avec du suif. Ensuite, on fait simultanément, pour les deux muscles, les opérations suivantes :

1° On place une pince à pression sur le caoutchouc *g* et sur le caoutchouc très court *k* que porte le tube en U *d*.

2° On aspire à l'extrémité du tube C ; l'eau salée du vase D monte dans la cloche et la remplit complètement ; et vient finalement dans le tube *a*. Lorsque tout le gaz est sorti de ce dernier, on adapte l'extrémité du tube de dégagement d'un appareil à hydrogène, à l'extrémité du tube C ; l'hydrogène se dégage dans la cloche et chasse l'eau salée dans le vase D. On peut répéter plusieurs fois l'opération pour être sûr que la cloche ne contient que de l'hydrogène. A la dernière opération, une légère couche d'eau est laissée au bas de la cloche, au-dessus du bouchon de caoutchouc.

3° Cela fait, on enlève les pinces placées sur les caoutchoucs *g* et *k*, puis on fait arriver l'eau salée dans le réservoir R jusque vers la partie supérieure du flotteur.

Si les opérations sont faites sur le muscle qui doit rester dans l'air, on fait rentrer de l'air au lieu d'hydrogène dans la cloche, pour refouler l'eau salée qui la remplit.

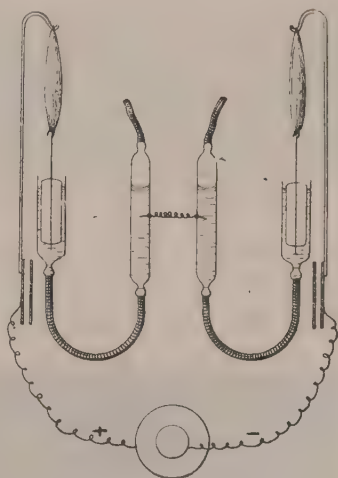


Fig. 51.

Les deux fils F et F' sont enfin reliés à un appareil d'induction. Un interrupteur placé sur le trajet du circuit permet de déterminer les excitations à volonté.

Le tableau suivant expose les résultats de six expériences :

	DURÉE de l'excitabilité dans l'hydrogène pur.	DURÉE de l'excitabilité dans l'air.	DURÉE de la survie dans l'air.
Expérience I.....	23 heures.	54 heures.	31 heures.
— II.....	24 —	29 —	5 —
— III.....	47 —	23 —	6 —
— IV.....	16 —	22 h. 1/2.	6 h. 1/2.
— V.....	24 —	58 heures.	34 heures.
— VI.....	36 —	55 —	19 —

Ainsi donc l'excitabilité persiste plus longtemps dans l'air que dans l'hydrogène. A ce tableau, je joindrai le tracé suivant, montrant avec toute netteté le fait (fig. 52) :

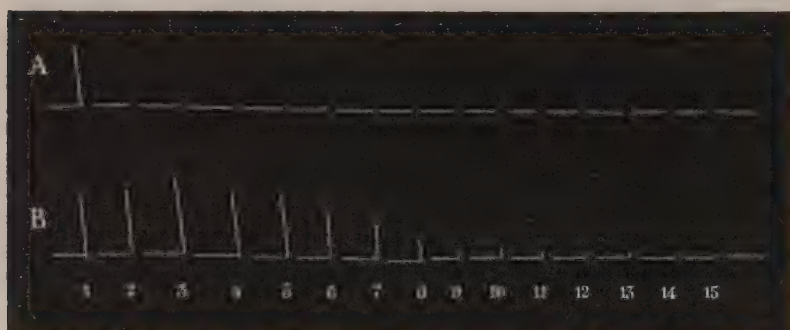


Fig. 52. — A, muscle dans l'hydrogène pur; B, muscle dans l'air. — Premier jour : 1^{re} contraction, 6 heures du soir. Deuxième jour : 2^e contraction, 8 heures; 3^e contraction, 1 heure; 4^e contraction, 7 heures. Troisième jour : 5^e contraction, 8 heures; 6^e contraction, 1 heure; 7^e contraction, 7 heures. Quatrième jour : 8^e contraction et suivantes jusqu'à 6 heures du soir. Contraction toutes les deux heures.

J'ai voulu savoir d'autre part si, le muscle travaillant d'une manière continue, il se fatigue plus vite dans l'hydrogène que dans l'air. Pour cela j'ai déterminé dans deux muscles placés dans ces gaz, des contractions fréquentes, répétées jusqu'à épuisement complet. J'ai obtenu des tracés absolument nets

(fig. 53), montrant que la fatigue apparaît plus tôt et d'une façon très notable, dans l'hydrogène que dans l'air. Ces expériences ont été faites sur des gastrocnémiens isolés de la grenouille depuis quelques instants seulement.

Dans une autre série d'expériences, j'ai comparé la durée de l'excitabilité dans deux muscles placés l'un dans l'hydrogène pur, l'autre dans une atmosphère d'hydrogène contenant

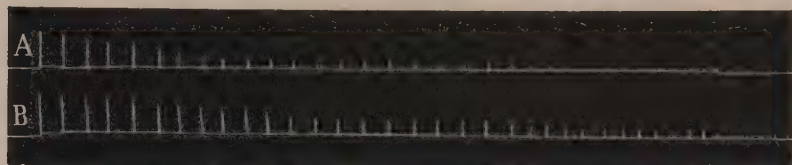


Fig. 53. — A, muscle dans l'hydrogène pur ; B, muscle dans l'air.

une quantité variable d'air. Je n'ai pas employé le même procédé que dans les expériences précédentes, à cause de la difficulté d'introduire dans les cloches un mélange d'hydrogène et d'air exactement connu. Je me suis servi d'un dispositif déjà décrit à propos des échanges gazeux des muscles avec l'air (voir page 124 et fig. 35). On introduit les deux pattes de la même grenouille dans deux cloches munies d'une électrode de platine et placées sur le mercure ; l'une des cloches contient un mélange, préparé à l'avance, d'hydrogène et d'air. Le tableau suivant renseigne sur les résultats obtenus :

	DURÉE de l'excitabi- lité dans le mélange d'hydrogène et d'air.	DURÉE de l'excitabi- lité dans l'hydrogène pur.	PROPORTIONS DU MÉLANGE D'HYDROGÈNE ET D'AIR.		DURÉE de la survie dans le mélange d'hydrogène et d'air.
			Hydrogène.	Air.	
			cc.	cc.	
Expérience I.	36 heures	20 heures	13,9	1,2	16 heures
— II.	28 —	24 —	13,3	1,3	4 —
— III.	20 —	17 —	15,5	0,48	3 —
— IV.	25 —	21 —	13,45	0,49	4 —
— V.	25 —	17 —	14,75	0,5	8 —
— VI.	26 —	19 —	14,8	0,5	7 —
— VII.	19 h. 1/2	16 h. 1/2	15,5	0,25	3 —
— VIII. ...	24 heures	17 heures	16,5	0,2	4 —
— IX.	18 —	16 —	15,8	0,1	2 —
— X.	21 —	18 —	16,2	0,05	3 —

Ainsi, d'après ces expériences, la présence d'une quantité excessivement faible d'oxygène suffit pour prolonger l'excitabilité (1).

En résumé je conclurai de l'ensemble des expériences de ce paragraphe :

1° L'excitabilité du muscle se conserve plus longtemps dans l'air que dans un gaz inerte.

2° La présence de faibles quantités d'oxygène dans un gaz inerte exerce encore une action sur l'excitabilité.

3° Le muscle en travail se fatigue plus vite dans l'hydrogène que dans l'air.

4° Un muscle devient rigide plus rapidement dans un gaz inerte que dans l'air.

CONCLUSIONS DU CHAPITRE III. — Il ressort clairement de l'exposé historique que j'ai fait de la question, que l'obscurité où se trouvait cette dernière était due à l'ignorance presque complète des conditions expérimentales. Mes premières recherches ont eu pour but de déterminer ces conditions. En premier lieu, j'ai montré l'influence de la putréfaction sur les échanges gazeux des muscles isolés du corps; puis, isolant cette cause d'erreur dans les expériences, j'ai démontré que, contrairement à l'hypothèse d'Hermann, un muscle extrait du corps et complètement privé de microbes, absorbe de l'oxygène et dégage de l'acide carbonique.

Dans une deuxième série de recherches, j'ai étudié la nature de ces deux phénomènes : absorption d'oxygène par le muscle, et dégagement d'acide carbonique.

Relativement à l'absorption de l'oxygène, j'ai établi les faits suivants :

1° Le muscle cuit n'absorbe plus que des traces d'oxygène ;

2° Le muscle mort par l'extinction naturelle de ses pro-

(1) Je dirai de plus que, dans toutes ces expériences, j'ai toujours vu le muscle placé dans l'hydrogène devenir rigide beaucoup plus vite que le muscle placé dans l'air.

priétés vitales, en un mot le muscle mort et dont la constitution chimique n'a pas été modifiée, n'absorbe plus qu'une faible quantité d'oxygène. On peut établir, à l'aide d'un tel muscle, quelle part relative prennent les phénomènes physiologiques et les phénomènes d'ordre physique à l'absorption de l'oxygène;

3° La quantité d'oxygène absorbée diminue lorsque l'excitabilité diminue.

Ces faits m'autorisent à conclure que l'absorption de l'oxygène par le muscle est une manifestation de la vie et qu'elle peut servir de mesure aux phénomènes d'activité.

Relativement au dégagement d'acide carbonique, j'ai démontré :

1° Que la quantité totale d'acide carbonique dégagée par le muscle extrait du corps n'a aucun rapport avec les phénomènes d'activité dont il est encore le siège. Ces recherches m'ont fait voir que, si l'on suivait les idées admises par la plupart des physiologistes, les quantités d'acide carbonique exhalées par le muscle, indiqueraient souvent une augmentation d'activité, alors que cette activité a diminué;

2° Que le muscle mort, comme le muscle tué par la chaleur, dégage encore de l'acide carbonique;

3° Que la quantité d'acide carbonique dégagée par le muscle est d'autant plus grande qu'on le soumet pendant le dégagement à une température plus élevée;

4° Qu'un muscle encore vivant, isolé du corps, dégage d'autant plus d'acide carbonique qu'il en contient une plus grande quantité préformée dans son intérieur;

5° Qu'un muscle placé dans l'air dégage plus d'acide carbonique qu'un muscle identique placé dans un gaz inerte.

Cette série de faits m'a permis de dire que l'acide carbonique exhalé par le muscle provient de deux sources :

1° D'un phénomène purement physique : dégagement de l'acide carbonique préformé dans le muscle;

2° D'un phénomène physiologique : production d'acide

carbonique sous l'influence de l'activité vitale du muscle.

Ces faits, tout en nous éclairant sur la signification de l'absorption de l'oxygène comparée à celle du dégagement d'acide carbonique, nous montrent aussi que le rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}^2}$ (1) ne saurait être considéré comme un quotient respiratoire et qu'il n'a aucune signification physiologique.

J'ai montré quel parti on pouvait tirer, en utilisant tous les faits cités jusqu'ici, de la comparaison des échanges gazeux de deux muscles similaires placés l'un dans l'air, l'autre dans un gaz inerte. J'ai étudié, à l'aide de cette méthode, les échanges des muscles à l'état de repos et à l'état de travail. Voici les résultats auxquels je suis arrivé :

1° A l'état de repos, comme à l'état de travail, un muscle dégage toujours plus d'acide carbonique dans l'air que dans un gaz inerte ;

2° La différence entre les quantités d'acide carbonique produites à l'état de repos et à l'état de travail, est plus considérable dans un muscle placé dans l'air que dans un muscle placé dans l'hydrogène ;

3° Si l'on recherche les quantités de gaz produites et absorbées dans le phénomène purement respiratoire, on voit que le rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}^2}$ est toujours plus petit que 1 à l'état de repos, et qu'à l'état de travail il se rapproche de l'unité.

Dans d'autres séries d'expériences, j'ai établi les propositions suivantes :

1° Lorsqu'un muscle est soumis à une température croissante, la quantité d'oxygène absorbée croît jusqu'à un certain degré qui est optimum ; elle décroît ensuite brusquement si la température continue à s'élever, pour cesser complètement au delà de 42°, température incompatible avec la conservation des propriétés vitales du muscle (l'optimum est vers 32 ou 33° pour les batraciens) ;

(1) Envisagé comme on le fait habituellement.

2° Dans un muscle extrait du corps aseptiquement et placé dans l'air :

a. L'absorption d'oxygène et le dégagement d'acide carbonique décroissent rapidement pendant les premiers jours, puis plus lentement les jours suivants, pour devenir très faibles du 13° au 15° jour ;

b. La quantité totale d'acide carbonique dégagée, plus considérable d'abord que la quantité d'oxygène absorbée, décroît plus rapidement que celle dernière (pendant les 4 ou 5 premiers jours) et devient plus faible qu'elle à partir du 2° jour ;

c. La quantité d'acide carbonique dégagée par le muscle similaire placé dans l'hydrogène, décroît brusquement et devient nulle le 6° jour ;

d. La quantité d'acide carbonique due aux phénomènes purement respiratoires du muscle placé dans l'air, suit une décroissance parallèle à celle de l'oxygène absorbé ;

3° L'excitabilité du muscle se conserve plus longtemps dans l'air que dans un gaz inerte ;

4° La présence d'une faible quantité d'oxygène dans un gaz inerte exerce encore une action sur l'excitabilité ;

5° Le muscle en travail se fatigue plus vite dans un gaz inerte que dans l'air ;

6° Le muscle devient rigide plus rapidement dans un gaz inerte que dans l'air.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

En résumé, voici l'énumération des faits mis en lumière dans ce travail ; tous ne sont pas entièrement nouveaux, mais j'y ai ajouté les documents qui pourront servir dans leur interprétation.

Chapitre premier. — Dans ce chapitre, je me suis attaché à démontrer que l'excitabilité musculaire et la rigidité cadavérique ne sont pas deux phénomènes incompatibles l'un avec l'autre, et que, quelle que soit l'hypothèse admise pour expliquer la rigidité, l'excitabilité et la contractilité peuvent encore persister dans les muscles rigides.

Dans une première série d'expériences, j'ai démontré :

1° Que les nerfs en état de mort apparente peuvent engendrer dans le muscle la production du courant d'activité ;

2° Que les muscles ayant déjà perdu toute contractilité répondent à l'excitation de leur nerf par un phénomène électromoteur ;

3° Qu'une excitation trop faible pour déterminer une contraction détermine néanmoins l'apparition du courant d'activité ;

Dans une autre série de recherches, j'ai vu :

4° Que l'apparition de la rigidité cadavérique n'est pas une preuve de la mort des muscles ; elle peut s'établir avant que l'excitabilité des nerfs ait disparu ; l'excitabilité directe du muscle rigide (excitabilité électrique, mécanique ou chimique) peut persister longtemps, pendant plus de deux jours (fœtus) ;

5° Certains agents chimiques : chloroforme, ammoniaque, agissant en vapeurs sur le muscle rigide, y déterminent une contraction lente d'autant plus faible que la rigidité est établie depuis plus longtemps. Il existe une période d'hyperexcitabilité pour les vapeurs de chloroforme ;

6° Les vapeurs de chloroforme agissent sur les muscles comme excitants et non comme agents coagulants. Il est possible qu'il y ait les phénomènes de coagulation, mais ils ne sont que secondaires à l'excitation ;

Chapitre deuxième. — 7° La rigidité est un phénomène général chez les animaux; elle ne manque jamais. Le fœtus devient toujours rigide;

8° La rigidité commence à se manifester dans les muscles immédiatement après la mort;

9° Comme la fatigue musculaire, l'inanition accélère le développement et diminue la durée de l'état de rigidité;

10° La matière glycogène ne diminue pas dans les muscles rigides;

11° Le muscle est un corps extrêmement sensible aux variations hygrométriques; aussi doit-on se demander si les mouvements spontanés d'élongation et de raccourcissement observés par Brown-Séguard ne sont pas dus à ces variations;

12° La putréfaction n'est pas la véritable cause de la disparition de la rigidité. Cette cause réside dans le muscle lui-même;

13° Le système nerveux n'exerce aucune action sur le développement de la rigidité.

Chapitre troisième. — 14° En l'absence de toute putréfaction, un muscle isolé du corps et placé dans l'air dégage de l'acide carbonique et absorbe de l'oxygène;

15° Il est nécessaire dans l'étude des échanges gazeux du muscle avec l'air, d'opérer en évitant la putréfaction;

16° L'absorption d'oxygène par le muscle est un phénomène vital et étroitement lié aux phénomènes physiologiques;

17° La quantité totale d'acide carbonique dégagée ne présentant pas de relation constante avec les phénomènes physiologiques du muscle, ne peut pas être prise comme mesure de son activité; seule la quantité d'oxygène absorbée peut être utilisée dans ce but;

18° L'acide carbonique dégagé par le muscle provient de deux sources : *a.* D'un phénomène physique: dégagement de l'acide préformé dans le muscle; *b.* d'un phénomène physio-

logique : production d'acide carbonique sous l'influence de l'activité vitale ;

19° Contrairement aux conclusions d'Hermann, il se produit dans le muscle placé dans l'air, un phénomène de *respiration* avec absorption d'oxygène et production d'acide carbonique. Ce phénomène se produit en l'absence de toute putréfaction à la surface du muscle. Il peut être mis en évidence et étudié en comparant les échanges gazeux du muscle placé dans l'air à ceux d'un muscle identique placé dans un gaz inerte ;

20° Si l'on étudie ce phénomène de respiration à l'état de repos et à l'état de travail, on voit que le rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}^2}$, considérablement inférieur à l'unité à l'état de repos, s'en rapproche notablement à l'état de travail ;

21° Lorsqu'un muscle est placé dans l'air et à une température régulièrement croissante, ses échanges gazeux croissent jusqu'à un certain degré qui est optimum (32 ou 33° pour les muscles des batraciens) ; au delà, ils décroissent rapidement pour cesser à peu près complètement lorsque la température est devenue incompatible avec la conservation de la vie ;

22° Dans un muscle isolé du corps et abandonné à l'air (mais à l'abri de la putréfaction), les échanges gazeux décroissent régulièrement, rapidement d'abord et ensuite plus lentement, pour devenir très faibles vers le quinzième jour.

Le dégagement d'acide carbonique par un muscle placé dans l'hydrogène décroît très rapidement et devient nul vers le sixième jour ;

23° L'excitabilité musculaire disparaît plus rapidement dans un gaz inerte que dans un milieu oxygéné. Le muscle en travail se fatigue plus vite dans gaz inerte que dans l'air. Il se rigidifie de même plus vite dans l'hydrogène que dans l'air.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

BOTANIQUE. — Géographie botanique du Jura.

GÉOLOGIE. — Grandes divisions des terrains jurassiques en Europe au point de vue stratigraphique et paléontologique.

Vu et approuvé : Paris, le 25 juin 1895.

Pour M. le Doyen absent,

F. TISSERAND.

Vu et permis d'imprimer : Paris, le 25 juin 1895.

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

GRÉARD.

